

SÉRIE A, N° 1191

N° D'ORDRE :

2058

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Marcel AVEL

ASSISTANT A LA SORBONNE

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES EXPÉRIMENTALES SUR LES CARACTÈRES
SEXUELS SOMATIQUES DES LOMBRICIENS.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 11 AVR 1929 devant la Commission d'examen.

Président : MM. CAULLERY.

Examineurs { JACOB.
COMBES.

PARIS

Édition du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique
105, Boulevard Raspail

1929



Digitized by the Internet Archive
in 2026

SÉRIE A, N° 1191

N° D'ORDRE :

2058

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Marcel AVEL

ASSISTANT A LA SORBONNE

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES EXPÉRIMENTALES SUR LES CARACTÈRES
SEXUELS SOMATIQUES DES LOMBRICIENS.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le

11 AVR

1929 devant la Commission d'examen.

Président : MM. CAULLERY.

Examineurs { JACOB.
COMBES.

PARIS

Édition du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique
105, Boulevard Raspail

1929

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen..... G. MAURAIN, *Professeur*, Physique du globe.

Doyens honoraires.. P. APPELL, M. MOLLIARD.

<i>Profess. honoraires</i> ..	{	V. BOUSSINESQ.	A. FERNBACH.
		A. JOANNIS.	A. LEDUC.
		H. LE CHATELIER.	R. DONGIER.
		H. LEBESGUE.	E. HEROUARD.

<i>Professeurs</i>	{	ÉMILE PICARD.....	Analyse supér. et algèbre supérieure.
		G. KOENIGS.....	Mécanique physique et expérimentale.
		E. GOURSAT.....	Calcul différentiel et calcul intégral.
		P. JANET.....	Electrotechnique générale.
		F. WALLERANT.....	Minéralogie.
		H. ANDOYER.....	Astronomie.
		P. PAINLEVÉ.....	Mécanique anal. et mécanique céleste.
		GABRIEL BERTRAND	Chimie biologique.
		M ^{me} P. CURIE.....	Physique générale et radioactivité.
		M. CAULLERY.....	Zoologie (Evolution des êtres organisés)
		G. URBAIN.....	Chimie générale.
		ÉMILE BOREL.....	Calcul des probabilités et phys. mathém.
		L. MARCHIS.....	Aviation.
		JEAN PERRIN.....	Chimie physique.
		RÉMY PERRIER.....	Zoologie (Enseignement P. C. N.).
		H. ABRAHAM.....	Physique.
		M. MOLLIARD.....	Physiologie végétale.
		E. CARTAN.....	Géométrie supérieure.
		L. LAPICQUE.....	Physiologie générale.
		E. VESSIOT.....	Théorie des fonct. et th. des transf.
		A. COTTON.....	Physique générale.
		J. DRACH.....	Application de l'analyse à la géométrie.
		CHARLES FABRY.....	Physique.
		CHARLES PÉREZ.....	Zoologie.
		LÉON BERTRAND.....	Géolog. structurale et géolog. appliquée.
		R. LESPIEAU.....	Théories chimiques.
		E. RABAUD.....	Biologie expérimentale.
		P. PORTIER.....	Physiologie comparée.
		E. BLAISE.....	Chimie organique.
		P.-A. DANGEARD.....	Botanique.
		P. MONTEL.....	Mécanique rationnelle.
		P. WINTREBERT.....	Anatomie et histologie comparées.
		O. DUBOSCQ.....	Biologie maritime.
		G. JULIA.....	Mathématiques générales.
		A. MAILHE.....	Etude des combustibles.
L. LUTAUD.....	Géogr. physique et géol. dynamique.		
EUGÈNE BLOCH.....	Physique théorique et phys. céleste.		
HENRI VILLAT.....	Mécanique des fluides et applications.		
CH. JACOB.....	Géologie.		
P. PASCAL.....	Chimie appliquée.		
LÉON BRILLOUIN.....	Théories physiques.		
N.....	Chimie générale.		

E. PECHARD.... Chimie (Ens. P. C. N.). V. AUGER..... Chimie analytique. M. GUICHARD... Chimie minérale. A. GUILLET..... Physique. C. MAUGUIN.... Minéralogie. L. BLARINGHEM Botanique A. MICHEL-LEVY Pétrographie. A. DEREIMS.... Géologie. A. DENJOY..... Calcul diff. et int. H. BENARD..... Physique (P.C.N.). E. DARMOIS.... Physique. G. BRUHAT..... Physique.	H. MOUTON..... Chimie physique. L. JOLEAUD..... Paléontologie. M. JAVILLIER... Chimie biologique. A. DUFOUR..... Physique (P.C.N.). F. PICARD..... Zoologie (Evolution des êtres organisés). ROBERT-LÉVY... Zoologie. L. DUNOYER..... Optique appliquée. A. GUILLIERMOND Botanique (P.C.N.). A. DEBIERNE.... Radioactivité. M. FRECHET..... Calcul des probabilités et Physiques math.
--	---

Secrétaire..... DANIEL TOMBECK.

A LA MÉMOIRE DE MON PÈRE,

A MA MÈRE,

A MA FEMME.



Marcel AVEL,
Assistant à la Sorbonne.

RECHERCHES EXPÉRIMENTALES
SUR LES
CARACTÈRES SEXUELS SOMATIQUES
DES LOMBRICIENS

(Avec les planches IV à VII, et 49 figures).

SOMMAIRE

	Pages
AVANT-PROPOS	151
INTRODUCTION	153
CHAPITRE PREMIER. — TECHNIQUE D'ÉLEVAGE DES LOMBRICIENS.	155
CHAPITRE II. — BIOLOGIE DES LOMBRICIENS	160
Les galeries, p. 160. La nutrition, p. 161. L'accouplement, p. 164. La ponte. — La sécrétion du cocon, p. 169. Le développement, p. 172. La diapause. — Le cycle des différentes fonctions, p. 172.	
CHAPITRE III. — ANATOMIE DES ORGANES GÉNITAUX ET DES CARACTÈRES SEXUELS SOMATIQUES	178
Appendice : <i>La synonymie des grosses espèces du genre Allo-</i> <i>lobophora</i>	200
CHAPITRE IV. — EXPÉRIENCES DE CASTRATION	203
I. HISTORIQUE, p. 203. Technique de JOEST, p. 203. Résultats obtenus par JOEST, p. 205. Expériences de HARMS, p. 206. Expé- riences personnelles avec la méthode de JOEST, p. 208.	
II. RECHERCHES PERSONNELLES. Plan des recherches, p. 210.	
A. <i>Castrations totales</i> . Technique	212
Anesthésie, p. 213. Instruments, p. 215. Marche de l'opé- ration, p. 216. Fermeture des plaies, p. 219. Conser- vation pendant la convalescence, p. 221.	
Détail des expériences de castration totale, p. 223.	
Résultats généraux des castrations totales. Détermi- nisme des caractères sexuels somatiques, p. 228.	

	Pages
• L'activité génitale des castrats totaux, p. 230. Conclusions sur l'activité génitale des castrats totaux, p. 236.	
B. <i>Castrations partielles</i> . Technique	237
Série M (ablation des ovaires), p. 237. Série F (ablation des testicules), p. 238. Série V (ablation des vésicules séminales), p. 240. Série O (ablation des testicules et des vésicules séminales), p. 242. Série T (ablation des ovaires et des vésicules séminales), p. 243. Série S (ablation des testicules et des ovaires), p. 244. Résultats généraux fournis par les castrations partielles.	
C. <i>Conclusions générales sur les résultats des expériences de castration</i>	245
CHAPITRE V. — EXPÉRIENCES DE TRANSPLANTATION	247
I. <i>HISTORIQUE</i> , p. 247.	
II. <i>RECHERCHES PERSONNELLES</i> . Plan des recherches, p. 249.	
<i>Technique des transplantations</i>	249
Historique, p. 249. Technique personnelle. Greffe de la partie dorsale du clitellum, p. 249. Greffe de la partie ventrale du clitellum, p. 253. Greffe des lèvres glandulaires des orifices génitaux mâles, p. 253. Greffe des coussinets glandulaires cutanés de la région génitale, p. 253.	
<i>Greffes de la partie dorsale du clitellum</i>	255
Série $Gf \frac{R}{A}$, p. 256. Résultats généraux fournis par la série $Gf \frac{R}{A}$, p. 258. Série $Gf \frac{I}{A}$, p. 259. Série $Gf \frac{A}{I}$, p. 261. Résultats généraux fournis par la série $Gf \frac{A}{I}$, p. 263. Série $G, L \frac{I}{A}$, p. 263. Conclusions sur les transplantations du clitellum, p. 265. Greffes de clitellum entre <i>Lumbricus</i> et <i>Allotobophora</i> , p. 267. Conclusions sur les greffes très hétéroplastiques de clitellum, p. 270.	
<i>Greffes de la région clitellaire ventrale</i> , p. 270. Conclusions sur les greffes <i>Gcv</i> , p. 271.	
<i>Greffes des lèvres glandulaires des orifices génitaux mâles</i> , p. 271. Conclusions sur les greffes $GL\delta$, p. 273.	
<i>Greffes des coussinets glandulaires de la région génitale</i> . Appendice : Lombrics en tandem, à deux clitellums complets	273
<i>Conclusions générales sur les transplantations de caractères sexuels somatiques</i>	275
CHAPITRE VI. — EXPÉRIENCES SUR L'INFLUENCE DE LA NUTRITION	277
Expériences de sous-alimentation, ou d'inanition, suivies de réalimentation abondante, p. 278. Suralimentation prolongée, p. 285. Données de l'observation dans la nature, p. 286. Conclusions, p. 287.	

CHAPITRE VII. — DISCUSSION DES RÉSULTATS ET CONCLUSIONS.	288
I. BILAN DES RÉSULTATS OBTENUS RELATIVEMENT AUX LOMBRICIENS, p. 288.	
II. COMPARAISON DES RÉSULTATS OBTENUS CHEZ LES LOMBRICIENS AVEC LES FAITS DE MÊME ORDRE RELATIFS AUX AUTRES ANIMAUX.	
Planaires, p. 292. Nématodes, p. 294. Insectes, p. 294. Crustacés, p. 300. Vertébrés, p. 303.	
RÉSUMÉ DU MÉMOIRE	340
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	344

AVANT-PROPOS

A la fin de l'année 1925 mon Maître, M. le Professeur CAULLERY, m'a suggéré d'entreprendre l'étude expérimentale du développement du clitellum chez les Lombriciens. J'apporte ici les résultats de ce travail, que j'ai poursuivi pendant près de trois ans, du début de 1926 à la fin de 1928. Le présent mémoire, consacré presque uniquement aux expériences, sera suivi d'un second, où j'exposerai l'étude histologique et cytologique des organes sexuels des Lombriciens et de leur régénération.

Le début des recherches a été pénible. Les méthodes, peu nombreuses, que les expérimentateurs avaient jusqu'alors utilisées pour élever et pour opérer les Lombriciens se sont révélées inapplicables à mon cas, ou d'une précision insuffisante ; j'ai dû les perfectionner beaucoup, ou en imaginer de toute pièce.

Au cours de cette tâche ingrate j'aurais plus d'une fois senti le découragement me gagner sans le dévouement de ma femme. Malgré sa pénible besogne d'enseignement, Mme AVEL a consacré la plus grande partie de ses heures de loisir à m'aider à la fois dans la besogne matérielle considérable d'un élevage important, et dans la mise au point et dans la discussion des expériences : elle a été pour moi le collaborateur le plus assidu, le plus compréhensif et le plus entraînant. Je suis heureux de lui apporter ici le témoignage de ma gratitude très émue.

Je prie mon cher Maître, M. le Professeur CAULLERY, de s'assurer de ma profonde reconnaissance. Depuis le début de mes

études, il m'a constamment conseillé et soutenu. Je suis extrêmement heureux d'avoir pu travailler sous la direction d'un maître si compétent dans les questions actuelles de la biologie générale. Le présent travail a été, d'ailleurs, entrepris sur ses indications, et il en a suivi les progrès pas à pas. Le laboratoire d'Evolution a été pourvu par ses soins d'installations matérielles remarquables, qui en font un lieu d'études modèle pour les recherches de biologie expérimentale. Je ne crois pas que j'aurais pu conduire mon travail à bonne fin sans les salles d'élevage, d'opérations, etc... que j'y ai trouvées.

Je dois beaucoup à M. le Professeur CHATTON, qui n'a ménagé ni son temps, ni sa peine, pour m'initier à la recherche scientifique. Je m'estime privilégié d'avoir pu vivre pendant un an et demi dans une véritable intimité scientifique avec un tel maître. Je lui renouvelle l'assurance de ma profonde reconnaissance.

Je remercie M. le Professeur PICARD de l'intérêt qu'il a toujours témoigné à mes recherches.

M. Henri BERR, directeur de la *Revue de synthèse historique* et de la bibliothèque « *l'Evolution de l'Humanité* », s'est intéressé à moi pendant une période tragique de mon existence, avec un dévouement dont je suis encore confus. Je lui garderai toujours la plus affectueuse reconnaissance.

Je prie la FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS et la CAISSE DES RECHERCHES SCIENTIFIQUES d'agréer mon remerciement pour les subventions qu'elles m'ont accordées, et sans lesquelles il ne m'aurait pas été possible d'effectuer mes recherches sur une large échelle.

Mon collègue et ami ABELOOS a discuté avec moi mes expériences et mes résultats. Je lui dois plus d'un renseignement et plus d'une intéressante suggestion. Mon ami le Dr Jean BAER m'a rendu maint service, en particulier pour la confection de certaines photographies destinées à illustrer ce travail. Je les remercie tous deux bien cordialement.

M. Joseph GATELLIER, chef d'atelier au Laboratoire d'Evolution m'a été du plus grand secours pour la partie matérielle. J'ai grand plaisir à le remercier pour l'intelligence avec laquelle il a pris soin de mes élevages. Un grand nombre des photographies d'animaux entiers ont été exécutées avec son aide.

M. GUILLAUME, jardinier de l'Ecole Normale d'Instituteurs de Melun a récolté pour moi presque tous les Lombriciens qui ont servi à mes expériences. Je lui dois en outre d'intéressants renseignements sur la biologie des Lombriciens, qu'il a observés avec une sagacité remarquable. Je lui adresse mes meilleurs remerciements.

INTRODUCTION

But du travail et plan du mémoire.

Il est de connaissance banale que les Lombriciens adultes possèdent, vers le tiers antérieur du corps, une ceinture, ou plutôt une selle saillante, le *clitellum*. Cet organe n'existe pas chez le jeune. Chez les espèces qui présentent une activité génitale périodique, le clitellum apparaît et disparaît aussi périodiquement. Si l'on observe et si l'on dissèque les animaux, on constate que le développement complet du clitellum coïncide avec l'activité génitale, et sa régression avec le repos sexuel. On est ainsi conduit à penser qu'il pourrait bien exister entre la différenciation du clitellum et les organes génitaux, une relation directe, de cause à effet. Cette impression s'accuse si l'on étudie le rôle du clitellum. Cet organe, et d'autres de même type que je décrirai au chapitre III, joue un rôle au moment de la reproduction. C'est en particulier lui qui sécrète les cocons dans lesquels les vers de terre enferment leurs œufs. On est alors conduit à le rapprocher par sa fonction, par son existence seulement chez l'adulte, et seulement pendant l'activité génitale, de certains caractères sexuels secondaires des Vertébrés. Et l'on sait que, chez ces derniers animaux, le développement et l'évolution de ce type d'organes, annexes en quelque sorte des glandes génitales, est sous la dépendance d'une hormone sécrétée par les gonades. N'en serait-il pas de même chez les Lombriciens ? Ces derniers sont hermaphrodites. Quelle serait alors la glande génitale qui commanderait au clitellum ?

C'est pour répondre à ces questions que j'ai entrepris le travail dont je vais exposer les résultats. On verra qu'ils sont très différents de ce que l'on peut penser — de ce que je pensais — *a priori*.

J'ai naturellement commencé par castrer mes sujets. Le résultat, d'ailleurs négatif, de ces castrations m'a conduit à entreprendre des transplantations de clitellum, et ces dernières expériences m'ont elles-mêmes amené à étudier le rôle de la nutrition dans le cycle génital. Le présent travail comprend l'exposé de toutes ces expériences et de leurs résultats. Pour qu'il soit compréhensible, je commencerai par résumer l'essentiel de nos connaissances sur la biologie des Lombriciens d'après les travaux de mes devanciers et d'après mes observations personnelles. J'ai observé les Lombriciens dans la nature, mais pour les étudier de très près, j'ai dû apprendre à les élever, et je crois utile de faire profiter de mon expérience les naturalistes qui désireraient poursuivre des recherches sur les vers de terre.

L'anatomie des organes génitaux des Lombriciens est compliquée. Je la rappellerai pour que les expériences de castration soient faciles à comprendre. Je décrirai aussi avec soin, dans le même chapitre d'anatomie, le développement et la structure du clitellum et des organes analogues, que je désignerai dans leur ensemble sous le nom de « *caractères sexuels somatiques* ».

Le plan du présent mémoire sera donc le suivant :

Chapitre I. Technique d'élevage des Lombriciens.

Chapitre II. Biologie des Lombriciens.

Chapitre III. Anatomie des organes génitaux et des caractères sexuels somatiques.

Chapitre IV. Expériences de castration.

Chapitre V. Expériences de transplantation.

Chapitre VI. Expériences sur le rôle de la nutrition.

Chapitre VII. Discussion des résultats et conclusions.

Appendice : Résumé du mémoire.

CHAPITRE PREMIER

TECHNIQUE D'ÉLEVAGE DES LOMBRICIENS

Les Lombriciens ont été l'objet de nombreuses recherches expérimentales de la part de KORSCHOLT et de ses élèves (JOEST, LEYPOLDT, etc...). Ces auteurs conservaient leurs animaux en réserve par grandes quantités dans de grands pots à fleurs garnis de terre, et leurs opérés individuellement dans des verres à boire garnis de terreau. Les animaux pouvaient être ainsi gardés longtemps, mais, si cette technique simple paraît avoir été suffisante pour maintenir en bon état les *Lumbricus*, elle ne permet généralement pas, ainsi que le reconnaît LEYPOLDT (1910, p. 47) d'obtenir la maturité génitale chez les grosses espèces d'*Allolobophora*.

Désireux d'éviter toute cause d'erreur provenant d'un mauvais état physiologique des sujets en expérience, j'ai peu à peu mis au point une technique d'élevage plus perfectionnée que celle de KORSCHOLT et de ses élèves. Tous les animaux opérés dont l'état doit par la suite être observé minutieusement sont conservés isolément dans des pots à fleurs. Ces pots, emplis de terreau et de terre, doivent être munis d'une fermeture suffisamment hermétique pour s'opposer à la fuite des vers lors de leurs sorties nocturnes, mais perméable, afin de permettre l'aération de la terre. Un carré d'étoffe, serré autour du pot par un élastique, remplit parfaitement ces deux conditions, mais pourrit très vite. Pour éviter cet inconvénient, il est nécessaire de recouvrir toute la partie du pot qui est au contact de l'étoffe d'un enduit imperméable à l'eau. J'ai choisi la paraffine.

La préparation des pots comprend plusieurs opérations, que je vais décrire en détail, dans l'ordre où elles doivent se succéder. Autant que possible, je les exécute en série, pour réduire les pertes de temps.

Les pots, vides et bien secs, sont plongés par l'ouverture, jusqu'au tiers antérieur, dans une baignoire de paraffine fondue et bien chaude. Une première immersion, d'une minute environ, permet à la paraffine de pénétrer assez profondément dans les pores de la poterie. Les pots sont ensuite mis à refroidir. Lorsqu'ils sont encore tièdes, ils sont immergés à nouveau dans la paraffine, mais cette fois pendant un temps très court; puis on les laisse refroidir complètement. La paraffine recouvre alors toute la partie supérieure du pot d'un glacis imperméable et très adhérent. Si l'on n'effectue qu'une seule immersion dans la paraffine on obtient, si cette immersion a été rapide, une croûte qui se détache au moindre choc. Si l'immersion unique a été au contraire prolongée, la paroi poreuse du pot absorbe totalement la paraffine et reste rugueuse et perméable à l'eau.

Le trou percé au fond de tous les pots à fleurs doit être bouché avec soin, pour empêcher les vers de s'enfuir. On peut utiliser pour cet usage des cailloux ronds ou des morceaux de pots brisés. Toutefois, la fermeture obtenue ainsi est imparfaite. J'utilise toujours, à présent, de petites plaques métalliques. Je découpe dans de la tôle d'aluminium mince des carrés de 4 à 5 centimètres de côté dont j'enlève ensuite les angles assez largement, ce qui transforme les carrés en octogones. Le centre de ces plaquettes est percé d'une demi-douzaine de petits trous, pour permettre le drainage de la terre. Avec un marteau je déprime chaque plaquette en cupule peu profonde; je la pose, face convexe en dessus, sur l'orifice du pot, et, avec le marteau,

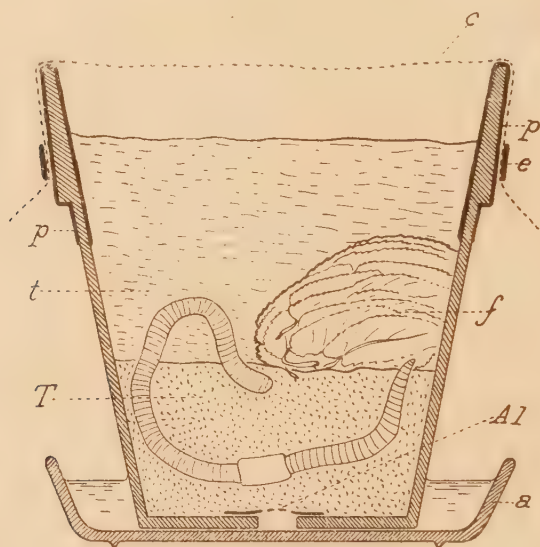


Fig. 1. — Coupe schématique dans un pot à fleurs aménagé pour l'élevage d'un ver. *c*, couvercle (toile de chanvre); *p*, revêtement de paraffine; *e*, élastique; *t*, mélange de terre et de terreau; *T*, terreau pur; *f*, feuilles mortes; *Al*, plaquette d'aluminium perforée; *a*, assiette creuse contenant de l'eau.

loux ronds ou des morceaux de pots brisés. Toutefois, la fermeture obtenue ainsi est imparfaite. J'utilise toujours, à présent, de petites plaques métalliques. Je découpe dans de la tôle d'aluminium mince des carrés de 4 à 5 centimètres de côté dont j'enlève ensuite les angles assez largement, ce qui transforme les carrés en octogones. Le centre de ces plaquettes est percé d'une demi-douzaine de petits trous, pour permettre le drainage de la terre. Avec un marteau je déprime chaque plaquette en cupule peu profonde; je la pose, face convexe en dessus, sur l'orifice du pot, et, avec le marteau,

je l'adapte exactement aux irrégularités de la poterie. De cette façon, et de cette façon seulement, la fuite des animaux, même s'ils sont petits, est rendue impossible.

Le fond de pot étant adapté, je garnis le pot, environ jusqu'à la moitié, de terreau bien tamisé, que j'arrose pour le tasser un peu. Avec une baguette de bois, je pratique dans le terreau mouillé un petit trou dans lequel j'engage la tête du ver, qui ne tarde pas à s'enfoncer et à disparaître.

J'approvisionne ensuite l'animal en feuilles mortes tendres, nourriture qui lui convient parfaitement. Les espèces préférées sont l'érable et surtout le tilleul. Les feuilles mortes sont, à l'automne, ramassées en quantité suffisante pour toute l'année, séchées et conservées à cet état dans un endroit bien sec. Avant l'emploi elles sont mises à tremper dans une bassine d'eau. Lorsqu'elles sont tout-à-fait ramollies, j'en fais, pour chaque pot, un paquet bien serré, de la grosseur du poing, que je pose sur le terreau et que j'applique contre la paroi du pot.

Je finis d'emplir le pot, jusqu'à une distance de 2 centimètres environ du bord supérieur, avec un mélange à parties égales de terre de jardin et de terreau. Puis j'arrose la terre avec une quantité d'eau suffisante pour bien mouiller tout le contenu du pot.

Enfin je recouvre le pot d'un carré d'étoffe assez grand pour déborder très largement, et ce couvercle est serré autour du pot, dans la région paraffinée naturellement, par un fort élastique de bon caoutchouc. Après plusieurs essais, j'ai arrêté mon choix, pour la couverture des pots, sur un tissu de chanvre à larges mailles dit « toile à passer les confitures », dont le prix n'est pas trop élevé, et qui est à la fois très solide et très résistant aux moisissures. Sur le couvercle est fixée par une épingle une étiquette de carton léger, sur laquelle je porte les indications relatives à l'animal contenu dans le pot.

Ainsi aménagé (fig. 4), un pot à fleurs de 16 centimètres de diamètre renferme une quantité de terre et de feuilles suffisante pour subvenir à la vie d'un ver de très grande taille ou de deux vers de taille moyenne pendant trois mois, à la condition que la terre soit maintenue constamment humide, c'est-à-dire soit régulièrement arrosée. L'arrosage des pots par la partie supérieure nécessiterait le déplacement des couvercles, opération très longue si elle doit se répéter 2 ou 300 fois ; en outre, ce mode d'arrosage provoquerait un tassement exagéré de la terre. L'arrosage par le bas, comme il est pratiqué pour les plantes d'appartement, est beaucoup plus rapide et ne tasse pas la terre. C'est ce dernier mode que j'ai adopté. Tous les quatre jours, les pots sont immergés par leur fond dans des assiettes très creuses (assiettes calottes) pleines d'eau. Ils s'humectent ainsi par capillarité pendant 24 heures. Puis ils sont mis à sec pendant 3 jours, et l'opération est répétée avec une régularité absolue pendant toute la durée de l'élevage.

J'utilise aussi deux gouttières en zinc de 3 mètres de longueur sur 0 m. 80 de largeur environ. L'une de ces gouttières, qui a été construite spécialement pour cet usage est pourvue d'un trou de vidange. Les pots, rangés dans cette gouttière, n'ont alors pas besoin d'être déplacés. Pour les arroser je garnis la gouttière d'une couche d'eau de quelques centimètres d'épaisseur ; pour les mettre à sec, il suffit de déboucher l'orifice d'évacuation.

L'entretien, dans les pots, d'une assez forte humidité est absolument nécessaire, ce qui justifie la fréquence et l'intensité des arrosages. Mais il est à craindre que, pendant la journée de séjour dans l'eau, le contenu du fond du pot ne forme boue. C'est pour cette raison que je garnis la moitié

inférieure du pot de terreau pur. Parmi les substances qui composent la terre végétale, c'est en effet le terreau qui, à volume égal, est capable d'absorber la plus grande quantité d'eau. En outre, il ne forme jamais, au contraire de la terre, une boue compacte qui rendrait le fond du pot inhabitable. Le terreau a enfin l'avantage de retenir l'eau avec une grande énergie de sorte que, même si l'on oublie d'arroser un pot pendant une semaine, le ver qui l'habite ne subit aucune dessiccation notable.

Chaque fois qu'on désire observer un ver, il faut retourner le pot qui le contient, vider ce pot de son contenu et laver l'animal. Les observations terminées, il est nécessaire de refaire entièrement le pot. Chaque observation entraîne ainsi une manipulation assez longue, mais qu'il n'est pas possible d'écourter. Tous les deux à trois mois les animaux doivent être changés de pot. Passé trois mois, leur nourriture serait épuisée et leur terre trop tassée.

Après quelques mois d'usage, la paroi des pots est généralement envahie par des moisissures, qui finissent par percer le revêtement de paraffine et gagner l'étoffe qui sert de couvercle. Cette étoffe, bientôt percée, permettrait la fuite des vers pendant leurs sorties nocturnes. Il est donc nécessaire de surveiller attentivement les pots. Dès que les moisissures menacent d'envahir les couvercles d'étoffe, il faut vider les pots atteints, les laver et les brosser soigneusement, puis les paraffiner à nouveau. Les couvercles d'étoffe doivent être lessivés : ils peuvent ainsi être conservés très longtemps, ce qui réalise une économie appréciable.

Il est nécessaire d'entretenir, à côté de l'élevage des animaux opérés, un élevage de vers normaux, qui sert de réserve pour les expériences. Cet élevage est effectué dans de très grands pots à fleurs (d'un diamètre de 30 cm.). Ces grands pots, qui ne seront pas couverts d'étoffe, ne sont pas paraffinés. Le fond est bouché par une plaquette d'aluminium ; ils sont remplis jusqu'à 3 centimètres environ du bord supérieur, de terreau surmonté d'un mélange de terre et de terreau et le tout est arrosé. Les animaux sont alors déposés à la surface de la terre où ils s'enfoncent. La nourriture n'est pas enterrée. Les feuilles mortes tendres (érable ou tilleul), bien imbibées d'eau, sont entassées en une couche épaisse qui achève presque d'emplir le pot. Le pot est enfin couvert d'un disque de verre. Ce mode de fermeture permet quelques évasions, mais qui sont ici sans importance. Il a l'avantage d'empêcher la dessiccation des feuilles, et d'en permettre le renouvellement facile dès qu'elles sont épuisées.

Dans un grand pot préparé comme je viens de l'indiquer on peut loger 40 vers de grande taille ou une soixantaine de vers moyens ou jeunes. La terre doit être changée tous les deux mois environ.

La méthode d'élevage que je viens de décrire en détail est plus compliquée que celle de l'école de KORSCHULT, mais elle présente sur cette dernière de grands avantages. J'ai voulu éviter le confinement, le manque d'aération et de drainage, la mauvaise alimentation. Mes animaux disposent d'une place suffisante pour creuser d'assez longues galeries, dans une terre humide et bien drainée, aérée à la fois par la partie supérieure (dans le cas des pots couverts de toile) et par la partie infé-

rieure des pots, non paraffinée et poreuse. Les vers ont à leur disposition une nourriture toujours abondante, et dont ils sont friands, de sorte que pendant toute la période de l'année où leur appétit est considérable, ils sont suralimentés. Toutes ces conditions matérielles peuvent être considérées comme équivalentes, pour le moins, aux conditions naturelles, et même comme supérieures à elles dans le cas de la nourriture, puisque les feuilles mortes, tendres font défaut dans la nature de la fin du printemps à l'automne.

Les résultats que j'ai obtenus dans mes élevages constituent d'ailleurs la meilleure justification de ma méthode. Mes animaux ne cessent de grossir et ceux qui ont été constamment suralimentés, même après une opération grave, atteignent des poids nettement supérieurs au poids moyen des animaux de même âge pris dans la nature. Les chiffres indiqués plus loin en sont un témoignage. Un grand nombre de mes opérés ont atteint un poids supérieur à 12 grammes et pouvant même dépasser 16 grammes. De tels poids sont tout à fait exceptionnels chez les animaux fraîchement capturés.

Mes élevages ont été poursuivis pendant près de trois ans. L'observation presque quotidienne de mes animaux pendant cette période m'a permis de vérifier plus d'un point de leur biologie déjà connu, d'en préciser certains autres, et d'en découvrir qui n'avaient pas encore attiré l'attention. Comme certains de ces faits sont loin d'être de connaissance courante, je crois utile de faire précéder l'exposé de mes expériences par une histoire brève de la biologie des Lombriciens. Dans cette étude, qui n'a nullement la prétention d'être complète, et qui n'est qu'une partie accessoire du présent travail, j'intercalerai les faits nouveaux que j'ai pu observer.

CHAPITRE II

BIOLOGIE DES LOMBRICIENS

Les Galeries. — Les gros Lombriciens que j'ai étudiés et élevés vivent dans des galeries souterraines qu'ils creusent eux-mêmes. La question a été quelquefois posée de savoir s'ils n'utiliseraient pas en les agrandissant au besoin, les trous laissés dans la terre par les racines des plantes mortes et décomposées. Je n'ai fait aucune observation à ce sujet, mais la chose est possible. Quoi qu'il en soit, mes élevages dans des pots montrent que les Lombriciens sont capables de forer leurs galeries facilement et rapidement dans la terre intacte, même tassée. L'abondance des déjections de vers de terre au bord ou même au milieu de certains chemins, qui a été remarquée par DARWIN (1882, p. 10) et que j'ai également pu noter semble indiquer une certaine prédilection pour la terre très compacte.

L'observation des vers conservés isolément nécessitait chaque fois un inventaire du contenu des pots. J'ai pu ainsi étudier le creusement des galeries. Les galeries creusées pendant les premiers jours sont assez courtes. Le ver les habite assez longtemps avant d'en creuser de nouvelles. Il les tapisse d'une couche assez épaisse d'un enduit plastique, constitué par les déjections de l'animal, et dont la couleur brun verdâtre est assez différente de celle du terreau (fait déjà observé par DARWIN, *loc. cit.*, p. 90). Lorsqu'une galerie a été entièrement tapissée de cette manière, le ver rejette ses déjections à la surface de la terre, où les galeries aboutissent, ou dans de vieilles galeries probablement abandonnées. La longueur des galeries augmente progressivement, d'une manière assez lente. Dans un espace restreint comme celui d'un pot, elles se coupent fréquemment, formant un réseau de plus en plus serré.

La terre des pots habités par des vers subit un tassement progressif et, au bout de 2 à 3 mois, devient tout à fait compacte

et forme un bloc qui se détache presque d'une seule pièce lorsqu'on vide le pot. Dans des pots témoins, préparés comme s'ils devaient abriter un ver, mais laissés inhabités, la terre conserve, au contraire, toujours sensiblement les mêmes propriétés physiques : elle reste très meuble pendant de longs mois. Ses modifications dans les pots habités sont donc certainement dues à la présence du ver. La propriété de faire bloc est si marquée qu'elle doit être due non seulement aux efforts de tassement de l'animal qui creuse ses galeries, mais aux sécrétions muqueuses qui suintent constamment de sa peau.

La Nutrition. — Dans la nature, l'activité des gros Lombriciens paraît être surtout nocturne. Il est vrai que leur vie souterraine est peu accessible à l'observation et qu'un phototropisme négatif très marqué les tient, pendant le jour, éloignés de la surface du sol. C'est pendant la nuit que les vers de terre vont à la recherche de leur nourriture. Le corps presque entièrement tiré hors de leur galerie, dans laquelle ils demeurent cependant ancrés par les soies de leurs derniers segments, ils explorent largement le terrain autour d'eux. Leur corps a de telles capacités d'extension que les très grands individus peuvent ainsi, sans quitter leur trou, atteindre un objet distant d'une trentaine et peut-être même d'une quarantaine de centimètres. Lorsqu'ils rencontrent des débris végétaux en décomposition, surtout des feuilles mortes, les vers les tirent dans leur trou avec une grande force. L'entrée de leur galerie se trouve ainsi marquée par les pétioles des feuilles qui y sont engagées. En outre la plupart des vers ont l'habitude de fermer l'entrée de leur galerie par des objets volumineux et allongés, comme de grosses plumes d'oiseaux, de petites tiges de bois, etc... Dans les jardins publics de Paris, on remarque souvent au pied des marronniers, vers la fin de l'automne, de nombreux pétioles qui sont plantés en terre verticalement. Chacun d'entre eux indique l'entrée de la galerie d'un gros Lombricien.

DARWIN rapporte une série d'expériences qu'il a effectuées sur le régime alimentaire des Lombriciens ; malheureusement, il n'indique pas sur quelles espèces elles ont porté. J'ai essayé, comme lui, de semer de débris de légumes (feuilles de salade, de choux, de carottes hachées) la surface de la terre de quel-

ques pots à fleurs habités par des *Allolobophora terrestris*, Sav. et *A. longa*, Ude. Ces animaux, au contraire de ceux qu'avait étudiés DARWIN, les ont généralement dédaignés. Leur nourriture habituelle consiste en feuilles mortes d'arbres variés. J'ai constaté qu'ils mangent certaines espèces avec grand appétit, tandis que d'autres sont à peine entamées, et d'autres encore laissées de côté. Les feuilles préférées paraissent être celles de tilleul et, parmi elles, les variétés les plus tendres. Les feuilles d'érable sont consommées volontiers, mais dans le mélange érable + tilleul, ce sont les feuilles de tilleul qui sont terminées les premières. Les feuilles de marronnier, mélangées aux précédentes, sont à peu près totalement dédaignées. Si elles sont fournies seules, les vers les attaquent mais comme à regret, et n'en consomment qu'une petite quantité. Pourtant, j'ai pu m'assurer que, dans le grand jardin de Melun d'où proviennent presque tous mes sujets, de nombreux Lombriciens appartenant aux plus grosses espèces se nourrissent à peu près exclusivement de feuilles de marronnier. Enfin, les feuilles de platane ne sont pas même entamées.

Les causes de ces préférences ou de ces dédains me paraissent être multiples. J'ai pu voir en effet à plusieurs reprises les vers essayer de manger des feuilles de platane, sans parvenir à les entamer tant elles sont coriaces. Il est remarquable que l'ordre de préférence des feuilles mortes des arbres les plus répandus soit exactement l'inverse de l'échelle de leur dureté. Les feuilles mortes paraissent donc être consommées d'autant plus volontiers qu'elles sont plus tendres. Toutefois, des feuilles de salade très molles sont à peu près dédaignées à côté de feuilles mortes de tilleul. Il est donc probable que, comme DARWIN le pensait, les vers savent apprécier des différences de saveur. Des expériences précises seraient évidemment nécessaires pour déterminer avec exactitude quelle peut être l'importance relative des deux facteurs auxquels j'ai fait allusion.

J'ai été assez heureux pour observer les vers en train de manger. Les grands pots dans lesquels je conserve les réserves sont placés dans une pièce où règne une demi-obscurité. De temps en temps, on peut voir un ver sortir de sa galerie, s'al-

longer au milieu des feuilles mortes et se mettre à manger. Il applique sur le bord d'une feuille d'abord la bouche largement ouverte, puis toute l'extrémité antérieure du corps dont plusieurs segments paraissent rentrer les uns dans les autres. Il forme ainsi une large ventouse, qui assure une prise solide. Une brusque contraction du corps détache alors le fragment de feuille saisi, qui est ensuite avalé.

De cette manière les gros Lombriciens arrivent à dévorer non seulement le limbe des feuilles mortes, mais, contrairement à ce que pensait DARWIN (1882, p. 47), même les nervures secondaires et tout ce qui n'est pas ligneux dans les nervures principales.

Cette façon de manger est possible seulement lorsque les feuilles sont assez friables. Les feuilles fraîchement tombées, encore vivantes, ne paraissent pas remplir cette condition, aussi ne sont-elles pas entamées tout de suite. Si elles forment une couche épaisse, elles ne tardent pas à mourir et subir une fermentation qui se traduit par un brunissement et une grande facilité à se laisser déchirer. Si elles sont isolées, cette fermentation s'effectue moins vite, et s'arrête dès que les feuilles se dessèchent. C'est dans ce cas que les vers les tirent dans leur galerie, probablement en faisant ventouse par leur extrémité antérieure comme lors des repas. La fermentation dans ce lieu humide s'effectue alors très vite.

La composition chimique des feuilles jaunies qui tombent à l'automne est très variable d'une espèce végétale à l'autre, mais, en général, les feuilles tombées renferment encore un grand nombre de substances nutritives (sucres simples ou complexes, substances azotées), faciles à digérer et qui sont probablement suffisantes pour assurer une bonne nutrition. Les feuilles renferment en outre une quantité considérable de *cellulose*. Cette substance peut-elle être digérée par les Lombriciens? L'examen des déjections des vers semble montrer que la presque totalité de la feuille a été digérée, mais ce fait a besoin d'être précisé. JOEST a remarqué, et j'ai vérifié cette observation, que les Lombriciens ne peuvent digérer la cellulose du papier filtre, c'est-à-dire celle des fibres de coton. Mais il est possible que les traitements chimiques subis par la pâte à papier, ou une pellicule protectrice autour des fibres, rendent la

cellulose du papier filtre difficilement attaquable. La question nécessite des recherches précises. Il est possible, d'autre part, que la digestion de la cellulose soit commencée, dans l'intestin des vers de terre, par certaines bactéries, qui l'amèneraient à un état de décomposition suffisant pour que leur hôte en puisse tirer parti.

L'Accouplement. — L'accouplement chez *Lumbricus terrestris* a été soigneusement décrit par HOFFMEISTER (1845) et surtout par HERING (1856). Le travail de HOFFMEISTER se trouve analysé, et celui de HERING entièrement traduit en anglais dans le mémoire publié par ANDREWS en 1895 sur *Eisenia* (= *Allolobophora*) *fætida*, Sav. A une époque récente, le même problème a fait l'objet d'études approfondies de FELDKAMPF (1924) sur *Lumbricus terrestris*, L., de GROVE (1925) sur le même animal et de GROVE et COWLEY (1926) sur *Eisenia fætida*, Sav. L'accouplement des gros Lombriciens *Allolobophora terrestris*, Sav. et *A. longa*, Ude, ne semble avoir fait l'objet d'aucune publication. Toutefois, les anciens auteurs comprenaient sous le nom de *Lumbricus terrestris* à peu près tous les gros Lombriciens. Il est donc probable que les derniers Lombriciens dont j'ai parlé avaient été également l'objet de leurs observations.

L'étude de la reproduction des Lombriciens présente certaines difficultés. Ces animaux, qui fuient la lumière, ne s'accouplent en effet qu'à l'intérieur du sol, ou à la surface pendant la nuit. Lorsqu'ils sont accouplés, ils sont heureusement beaucoup moins sensibles aux rayons lumineux. On peut alors, s'ils sont à la surface, les éclairer suffisamment pour rendre possible l'emploi d'une loupe ou du faible grossissement d'un microscope binoculaire. Mais les accouplements en surface ne sont pas les plus fréquents, et rien ne les peut faire prévoir. Il était donc désirable d'imaginer un dispositif permettant de faire des observations suivies sans attendre des hasards heureux. C'est ce qu'ont très ingénieusement réalisé GROVE et COWLEY (1926) pour *Eisenia fætida*. Leurs récipients d'observation sont en verre, et très plats, de sorte que les animaux qui y sont conservés sont constamment visibles. Pour que la lumière ne les incommode pas, ils sont logés dans une pièce obscure, et examinés à une lumière orangée faible, à laquelle ils ne parais-

sent pas être sensibles. Lorsqu'ils sont accouplés, on peut employer une lumière rouge assez intense pour que les observations puissent être poursuivies à l'aide d'un microscope binoculaire. Cette méthode a permis à leurs auteurs de résoudre à peu près complètement les problèmes qui restaient posés, de sorte qu'il est actuellement possible de tracer presque sans lacune l'histoire de la reproduction des Lombriciens.

L'accouplement s'effectue chez tous d'une manière à peu près uniforme ; les différences spécifiques n'intéressent que les détails. Les animaux se placent dans une position inverse, la tête de l'un dirigée vers l'extrémité postérieure de l'autre. Ils entrent au contact par leurs faces ventrales, et glissent l'un sur l'autre jusqu'à ce que leur région génitale arrive en face du clitellum du conjoint. La face ventrale de la région clitellaire se déprime alors en une gouttière de plus en plus profonde dont les bords tendent à se refermer sur la région génitale du conjoint, qui s'y trouve engagée. La peau est le siège d'une abondante sécrétion de mucus qui durcit à l'air et forme, dans chaque région clitellaire, une ceinture qui lie étroitement les animaux l'un à l'autre. En outre, au moins chez *Eisenia foetida*, la région comprise, dans chaque animal, entre les segments génitaux et le clitellum est recouverte, par le mucus durci, d'un tube spécial. Dans cette position, qui sera conservée jusqu'à la fin de l'accouplement, se trouvent au contact des différenciations glandulaires de la peau et des soies spéciales, propres aux adultes en pleine activité génitale. Ces formations, qui sont donc de véritables caractères sexuels secondaires, jouent certainement un rôle à ce moment et contribuent à maintenir les conjoints solidement unis. Je préciserai nos connaissances à ce sujet au chapitre suivant, consacré à l'anatomie de ces organes. Bientôt, on voit faire saillie sur les côtés de chaque animal une nervure, bordée de deux petits sillons, qui s'étend des lèvres glandulaires bordant l'orifice génital mâle (15^e segment) aux « tubercules de la puberté » qui marquent les parties latérales du clitellum. Cette nervure prend naissance par suite de la contraction de muscles spéciaux, dits arciformes, qui sous-tendent comme une corde l'arc formé par la paroi du corps entre les soies ventrales et les soies latérales de cha-

que segment. Elle court donc de chaque côté, entre les deux rangées de soies ⁽¹⁾.

Une coupe transversale pratiquée à ce moment dans l'un des conjoints présenterait l'aspect de la figure 2 : les nervures saillantes sont en N, les sillons qui les bordent en S et S', les muscles arciformes en *a*.

C'est maintenant que commence, simultanément chez les deux animaux ou d'abord chez l'un d'eux, l'émission du sperme. On voit, d'après HERING et GROVE, courir dans le sillon externe S' des dépressions de la peau en fossettes qui partent des ori-

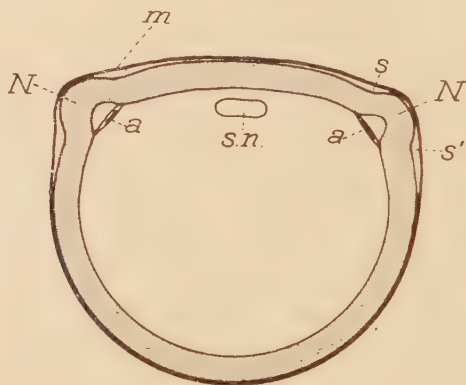


Fig. 2. — Coupe transversale schématique dans un Lombricien au moment de l'accouplement. N, nervure génitale ; *a*, muscle arciforme ; *s* et *s'*, sillons génitaux ; *m*, manchon muqueux ; *s. n.*, système nerveux.

fices génitaux mâles pour aboutir au clitellum. Ces fossettes sont pleines de sperme. Elles se succèdent à intervalles réguliers et d'une façon continue. On en compte plusieurs sur le trajet du 15^e segment au clitellum.

La progression du sperme par ce moyen suppose évidemment que les fossettes sont fermées à leur partie supérieure, le sillon S' où elles courent formant un canal qui fonctionne comme un tube de caoutchouc dans lequel on ferait progresser

⁽¹⁾ Les muscles arciformes ne se contractent, dans les conditions normales, que pendant l'accouplement. Toutefois si l'on plonge les animaux dans un liquide fixateur, ces muscles se contractent avec une extrême énergie. Les nervures dont il vient d'être question sont donc particulièrement bien apparentes sur les animaux conservés, comme on pourra s'en convaincre en regardant les photographies qui illustrent ce travail.

avec le doigt des boulettes de substance molle ou visqueuse. La fermeture du sillon, qui en ferait un canal, serait effectuée chez *Eisenia fetida*, d'après GROVE et COWLEY, par le tube muqueux dont j'ai parlé plus haut (*m*, fig. 2), qui enveloppe étroitement chaque conjoint du 15^e segment au clitellum.

Il ne me semble pas, toutefois, que le mécanisme du transport du sperme soit complètement élucidé. J'ai été assez favorisé, en effet, pour pouvoir observer pendant plus d'une heure au microscope binoculaire deux gros *Allolobophora terrestris*, Sav. accouplés à la surface de la terre dans un de mes grands pots d'élevage. J'en ai dessiné un croquis que je reproduis ici (fig. 3). Les deux animaux sont liés dans la région clitellaire (*Cl*)

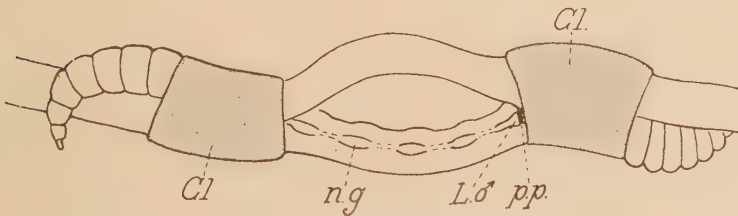


Fig. 3. — Croquis de deux *Allolobophora terrestris* accouplés. *Cl*, clitellum; *n. g.*, nervure génitale; *L.σ*, lèvres glandulaires des orifices génitaux mâles; *p. p.*, pseudo-pénis.

par un fort anneau muqueux; mais, dans la région intermédiaire aux deux ceintures, ils sont tout à fait séparés. Je les ai découverts à cet état, avant que l'émission du sperme parût commencée. J'ai vu saillir les deux nervures bordées de sillons, et courir le long de l'animal les fossettes qui devaient contenir le sperme. Chaque nervure se présentait, comme on le voit sur la figure 3 (*n. g.*), avec l'aspect d'un chapelet à grains allongés qui se serait déplacé d'avant en arrière. Dans les intervalles des grains, les nervures n'étaient plus apparentes et le diamètre du corps était nettement plus petit que dans les segments où la nervure faisait saillie. J'ai pu me convaincre par une observation prolongée, qu'en un point donné se succédaient les phénomènes suivants: d'abord contraction des muscles arciformes, d'où saillie des nervures et apparition des sillons qui les bordent, puis contraction de tous les muscles circulaires, qui entraîne une diminution du calibre du corps et la disparition des nervures

et des sillons collatéraux. Ces contractions se propagent sous forme d'ondes qui naissent au 15^e segment, se dirigent vers le clitellum avec une vitesse uniforme et sont régulièrement espacées.

On n'a pas affaire, par conséquent, au simple cheminement vers l'arrière de fossettes qui longeraient la nervure, le calibre du corps restant uniforme, mais à une succession de dilatations et d'étranglements du corps. La progression du sperme dans les fossettes *des parties les plus larges* (séparées par des ondes de contraction), ne paraît alors possible qu'à deux conditions : 1^o que le corps, du 15^e segment au clitellum soit bien recouvert d'un manchon muqueux ; 2^o que ce manchon muqueux soit assez élastique pour adhérer toujours étroitement au corps. Or je n'ai pas pu me convaincre au cours de mon observation, unique il est vrai, que ce manchon existât réellement. S'il existe, il doit être très mince et, effectivement, coller toujours au corps. Je n'ai pu voir non plus avec certitude les paquets de sperme que les fossettes mobiles devaient contenir. Pourtant, le processus que j'ai décrit s'est prolongé pendant plus d'une heure, et à la fin de l'accouplement les orifices des spermathèques étaient marqués par des taches d'un liquide blanc, que j'ai examiné au microscope, et qui était effectivement du sperme. Il est probable que la quantité de liqueur séminale poussée vers l'arrière par chaque onde de contraction est infime, ce qui ne surprend pas puisque au cours d'un seul accouplement il naît plusieurs centaines de ces ondes et que la quantité totale de sperme transportée n'est pas considérable.

L'observation que je viens de rapporter est unique, mais elle est très précise, et je ne crois pas avoir eu sous les yeux un accouplement anormal. Je pense donc que le mécanisme du transport du sperme le long du corps, des orifices génitaux mâles au clitellum, a besoin d'être étudié de beaucoup plus près qu'il ne l'a été jusqu'ici.

Il est certain, car de nombreux auteurs l'ont directement vérifié, que le sperme vient s'accumuler dans la région ventrale du clitellum de l'animal qui l'a émis, c'est-à-dire en face de l'orifice des spermathèques du conjoint, où il sera mis en réserve. On ne sait encore avec certitude comment s'effectue ce dernier passage. La région clittellaire en face des spermathèques

ques semble effectuer des refoulements dans l'orifice de ces réservoirs. Il est possible qu'en outre les spermathèques exercent une succion.

Lorsque l'accouplement est terminé, les conjoints se séparent brusquement. Chaque animal entraîne avec lui, sans le briser, le manchon muqueux sécrété au niveau de son clitellum; mais ce vestige de l'accouplement ne tarde pas à se déchirer lorsque l'animal rampe dans sa galerie.

Les animaux qui viennent de s'accoupler sont reconnaissables à la légère rougeur des lèvres glandulaires des orifices mâles, à l'aspect chagriné des parties cutanées glandulaires de la région génitale, et surtout à la présence, à la face ventrale de segments déterminés (26^e segment chez *Lumbricus*, 30^e segment chez *Allolobophora terrestris*, 22^e segment chez *Eisenia fetida*) de deux petits appendices blancs. Ces appendices, appelés « pénis » par les anciens auteurs, ont été considérés plus récemment (FRAISSE, 1881, etc...) comme des spermatophores. Cette dernière opinion ne semble plus soutenue aujourd'hui. FELDkampF (1924) dénie toute signification physiologique à ces prétendus spermatophores. Au cours de l'observation que j'ai rapportée plus haut j'ai pu constater sans aucun doute que les appendices en question, comme le pensaient, mais sans l'avoir effectivement vu, MORREN (1826) et PONTALLIÉ (1853), pénétrèrent entre les lèvres des orifices génitaux mâles, dont ils bouchent la moitié la plus ventrale, et dans lesquelles ils sont solidement engagés (*p. p.*, fig. 3). Ils contribuent donc à maintenir les conjoints rapprochés et dans une position assez fixe l'un par rapport à l'autre. Ces *pseudo-pénis*, comme je propose de les nommer, sont de nature muqueuse. Ils sont très probablement, comme le pense E. DE RIBaucourt (1900), sécrétés par des glandes cutanées qui débouchent au niveau où ils sont insérés, à la base des soies copulatrices. Après l'accouplement, ils peuvent subsister plusieurs jours, mais s'usent peu à peu et disparaissent par suite du frottement contre la paroi des galeries.

La ponte. La sécrétion du cocon. — Les œufs des Lombriciens sont contenus, en très petit nombre chaque fois, dans des cocons. La taille des cocons varie de celle d'un grain de millet chez les petites espèces à celle d'un gros pois chez les plus

grandes. La forme (voir planche VI, figures 51 et 52) est celle d'un citron plus ou moins allongé. Elle n'est pas absolument fixe et varie légèrement chez le même animal au cours de la même ponte.

VEJDOVSKY (1892 a, p. 35) a le premier établi, par des observations directes sur un petit Lumbriculide aquatique, *Rhynchelmis*, Hoffm. que le cocon des Oligochètes était sécrété par le clitellum (situé, chez *Rhynchelmis*, dans la région génitale, du 8^e au 16^e segment). Fait positif qui n'empêche pas l'année suivante COLE (1893) de trouver quatre raisons, toutes convaincantes, de douter *a priori* que le cocon puisse être sécrété par le clitellum. COLE ayant négligé de faire, de son côté, la moindre observation, est violemment pris à partie en 1894 par BENHAM. Jusqu'à une époque toute récente, le travail de VEJDOVSKY reste le seul document sur la question, et il faut reconnaître, à la décharge de COLE, qu'aucune preuve directe n'avait été fournie pour les Lombriciens. Le très beau travail de GROVE et COWLEY (1926), déjà cité à propos de l'accouplement, comble cette lacune. Ces deux auteurs ont pu, grâce au dispositif que j'ai brièvement décrit, suivre au microscope binoculaire toutes les phases de l'élaboration du cocon chez *Eisenia foetida*, Sav. Contrairement à ce que pensait FOOT (1898), le cocon n'est pas sécrété pendant l'accouplement. Des animaux isolés après s'être accouplés ont pu ne commencer leur ponte, qu'au bout de plusieurs jours (jusqu'à 6) et fabriquer plusieurs cocons (jusqu'à 11) sans s'accoupler à nouveau. Les animaux qui vont pondre commencent par sécréter un tube muqueux, analogue à ceux qui sont sécrétés pendant l'accouplement, et qui s'étend des segments 6 ou 8 jusqu'à 2 ou 3 segments en arrière du clitellum. Puis, à l'intérieur de ce tube, le cocon est sécrété comme un manchon continu autour du clitellum, qui élabore à la fois la coque et le vitellus extra-ovulaire qui l'emplit. Si, à ce moment, on tue le sujet par immersion brusque dans l'eau chaude (50° C), on peut apercevoir du côté ventral, à travers la paroi encore transparente du cocon, les œufs qui s'y seraient développés. Avant que le cocon ait quitté le clitellum, les œufs y sont donc déjà parvenus. Ils ont effectué un chemin comparable à celui du sperme lors de l'accouplement, du 14^e segment (où se trouve l'orifice des oviductes) au clitellum. GROVE et COW-

LEY n'ont pu établir encore par quel mécanisme ce transport est exécuté. Au présent stade, les œufs ne sont pas encore fécondés, et il n'y a pas trace de spermatozoïde dans le cocon. Désormais à peu près terminé, ce dernier va être déposé rapidement. L'animal se gonfle en arrière de lui, s'amincit en avant, le pousse ainsi en même temps que le tube muqueux qui l'enveloppe vers l'extrémité antérieure, et l'abandonne lorsque la tête est complètement dégagée. GROVE (1927) a établi qu'aucun spermatozoïde ne se trouve dans le cocon avant son passage devant les orifices des spermathèques, et qu'on en trouve toujours, au contraire, après ce passage. Tandis que les œufs gagnent à distance le cocon, les spermatozoïdes y sont donc déversés directement. On voit que les faits diffèrent par plus d'un point des hypothèses classiques.

Le cocon fraîchement déposé est encore contenu dans le tube muqueux qui enveloppait le ver. Ce tube ne tardera pas à se décomposer, sauf à la surface du cocon, où il reste collé comme une mince enveloppe souillée de terre. Un nettoyage à l'eau permet de l'enlever et laisse apparaître la coque propre du cocon, absolument nette. Je donne ici une brève description des cocons d'*Allolobophora terrestris*, Sav. et d'*A. longa*, Udc, que j'ai obtenus en grand nombre dans mes élevages. Les cocons des deux espèces ont la forme de citrons et sont de couleur jaune paille. Ceux d'*A. longa* (pl. VI, fig. 51) sont plus globuleux et plus petits que ceux d'*A. terrestris* (pl. VI, fig. 52). Ils sont nettement polarisés. L'un des bouts porte une pointe courte et aiguë; c'est celui qui était tourné vers l'extrémité postérieure de l'animal pendant la formation du cocon. L'autre pôle, que l'on peut appeler antérieur, porte un petit tube à extrémité arrondie et fermée.

Les cocons sont pleins d'un vitellus gluant et peu putrescible, au centre duquel se trouvent les œufs. Chez les deux gros Lombriciens cités, les œufs sont en très petit nombre, généralement un seul d'après VEJDovsky chez *A. caliginosa* [espèce voisine des précédentes (1892, a, p. 39)]. La membrane du cocon, dont la nature chimique ne semble pas avoir été étudiée, est transparente et élastique, d'un aspect chitineux. Elle est tout-à-fait imputrescible dans les conditions ordinaires de séjour dans la terre.

Le Développement. — L'œuf des Lombriciens est petit et pauvre en vitellus. Le développement est pourtant assez condensé, mais moins que chez les Oligochètes limicoles. Il aboutit à une véritable larve, qui possède un nombre réduit de segments et qui, grâce à une musculature pharyngienne spéciale, déglutit le vitellus extraovulaire qui remplit le cocon. La larve grossit à mesure qu'elle mange, s'allonge et prend peu à peu la structure de l'adulte. Le jeune ver, déjà très semblable à ce qu'il sera jusqu'à la fin de sa vie, finit par remplir complètement le cocon. Il en sort par le petit canal du bout antérieur et peut être immédiatement alimenté de feuilles mortes bien tendres. A son éclosion il peut atteindre une longueur moyenne de 4 centimètres chez *Allolobophora terrestris*, et de 3 centimètres chez *A. longa*.

KLEINENBERG (1878) a découvert que *A. caliginosa* est polyembryonique, les gastrulas pouvant se diviser en deux moitiés qui donneront deux embryons jumeaux. Je n'ai fait aucune observation au sujet de cette polyembryonie. J'ai simplement vérifié que les cocons d'*A. terrestris* donnent naissance tantôt à un, tantôt à deux animaux. Le petit nombre de cocons d'*A. longa* que j'ai ouverts ne renfermaient qu'un seul jeune.

La diapause. Le cycle des différentes fonctions. — Mes recherches ont porté presque exclusivement (sauf quelques greffes de clitellum) sur *Allolobophora terrestris*, Sav. et *A. longa*, Ude, aussi ai-je pu approfondir l'étude de la biologie de ces deux grands Lombriciens. Les faits exposés dans ce paragraphe sont relatifs à eux seuls, au moins pour le moment.

Chez ces deux espèces, l'activité, la nutrition, l'aptitude à se reproduire, ne sont pas constants. Ils atteignent leur maximum en hiver, puis décroissent au printemps, deviennent nuls pendant l'été, et reprennent à l'automne.

Si, à la fin du printemps, ou pendant l'été, on cherche à se procurer *A. terrestris* ou *A. longa*, on est obligé de creuser la terre à la profondeur de plusieurs décimètres, et presque tous les vers que l'on découvre sont enroulés chacun en un peloton serré, logé dans une petite cavité sphérique du sol. Tirés de là, les animaux restent enroulés et immobiles, et il faut les frapper du doigt avec insistance ou les plonger dans l'eau pour les éveil-

ler de leur torpeur. Ce fait est connu de beaucoup de paysans et de presque tous les jardiniers, mais paraît avoir été longtemps ignoré des biologistes, dont les publications le mentionnent pour la première fois en 1892. A cette date, VEJDovsky signale que, dans les élevages d'*A. caliginosa*, les adultes, après une ponte abondante, s'enroulent chacun dans une cavité souterraine creusée par eux et tapissée d'une couche de mucus durci, et passent ainsi à un état de repos.

Au cours de ses longues recherches sur les Lombriciens, KORSCHOLT a été frappé par le même fait. Dans des travaux publiés de 1914 à 1925, il donne la bibliographie (très courte) du sujet, et recherche les causes du phénomène. Selon lui, l'enroulement pourrait dépendre de trois facteurs : 1° La dessiccation de la terre. En effet, KORSCHOLT dit avoir trouvé, dans les élevages, les vers enroulés lorsqu'on avait négligé d'arroser la terre dans laquelle ils vivaient. Lorsqu'on arrosait la terre à nouveau les animaux, dit-il, « reprenaient bientôt toute leur mobilité ». L'enroulement des vers pourrait donc être une *anabiose*. — 2° Il pourrait aussi résulter d'une élévation marquée de la température. En effet, HARMS (1912, *b*, p. 103) a observé, dans ses élevages, que, pendant l'été exceptionnellement chaud de 1911, ses vers s'enroulaient bien que leur terre fût maintenue très humide. — 3° Enfin VEJDovsky (1892, *b*) a observé l'enroulement chez les adultes seuls, et uniquement, lui semble-t-il, chez ceux qui avaient abondamment pondu. Il pense donc que ce phénomène est un état de repos causé par l'épuisement des glandes génitales, et pendant lequel ces dernières se reconstituent.

Les trois opinions que je viens d'exposer reposent, on le voit, sur de simples observations, et aucune expérience précise ne semble avoir été entreprise encore dans ce domaine.

Depuis près de trois ans, j'élève un grand nombre d'*A. terrestris* et d'*A. longa* dans des conditions de milieu très constantes. J'ai décrit plus haut (chap. I) comment je réalisais une humidité constante de la terre, et expliqué que mes captifs étaient souvent pourvus en abondance de feuilles mortes de tilleul, leur nourriture préférée. Les élevages étaient effectués dans deux pièces en sous-sol, chauffées l'hiver et fraîches l'été, où la température ne descendait guère au-dessous de 13° et ne

dépassait guère 18°. Dans ces conditions, aucun des grands facteurs *température, humidité, nourriture*, ne varie sensiblement. La plupart des vers s'enroulent néanmoins régulièrement chaque année, *vers la fin du printemps ou le début de l'été*, et jamais à une autre période. Ils *volent d'abord leur tube digestif*, presque toujours complètement, puis se nouent sur eux-mêmes d'une façon compliquée et dès lors restent immobiles et jeûnent. Tirés de leur pot peu après le début de l'enroulement et éveillés de force, ils s'enfoncent dans la terre, où ils s'enroulent à nouveau. Cet état paraît durer environ 2 mois, après quoi les vers s'éveillent *spontanément*, redeviennent actifs et absorbent une quantité énorme de nourriture, ce qui témoigne d'un appétit considérable. A la lumière des faits précédents, et de ceux que je rapporterai plus loin, on peut critiquer les trois explications de l'enroulement qui ont été fournies.

La dessiccation ne peut être en cause. En effet, dans mes élevages, l'humidité subissait de petites variations cycliques (tous les 4 jours), mais aucune variation saisonnière, si petite qu'elle fût. En outre, il n'est pas rare que les vers s'enroulent au fond de leur pot et dans ce cas, pendant toute la durée de leur diapause, ils *se trouvent plongés dans l'eau pendant 24 heures tous les 4 jours*. La diapause n'en est pas moins normale chez ces individus. Je n'ai pas encore fait d'expérience sur la dessiccation, mais il m'est arrivé d'oublier dans un coin du laboratoire des pots contenant des vers destinés à être jetés. Lorsque la terre avait atteint un certain degré de sécheresse, je retrouvais tous les vers d'un même récipient groupés en un peloton serré, mais jamais enroulés isolément comme dans la nature en été ou dans mes pots humides. Les animaux ainsi déshydratés, remis sur de la terre humide, redevenaient immédiatement actifs sans s'enrouler. Enfin, lorsqu'un ver de terre est abandonné sur un sol sec dans lequel il ne peut s'enfoncer, il se dessèche rapidement, mais reste étendu et meurt à cet état sans chercher à s'enrouler.

La chaleur ni le froid ne sauraient être pris en considération, les variations de température étant très faibles dans ma salle d'élevage. La période d'enroulement débute d'ailleurs, pour certains individus, peu après l'extinction du chauffage

central, au moment où la température des salles d'élevage est à son minimum et peut descendre temporairement à 14° ou 13°. Mais d'autres individus ne s'enroulent au contraire qu'en été, la température de leur milieu étant alors à son maximum (de l'ordre de 18°). Enfin, la plupart de mes sujets s'enroulent à des températures intermédiaires.

L'enroulement ne saurait résulter non plus d'un épuisement des glandes génitales car on l'observe non seulement chez les adultes qui ont pondu mais aussi chez les adultes isolés (qui n'ont pu se reproduire), chez les jeunes avant la puberté, et même chez les sujets complètement castrés.

L'alimentation doit également être exclue, car l'enroulement se produit chez les animaux sous-alimentés comme chez ceux qui ont été abondamment nourris.

Mes observations permettent ainsi de poser correctement le problème de l'enroulement chez *Allolobophora terrestris* et *A. longa*. Il ne s'agit certainement pas d'une réponse aux grands facteurs du milieu (humidité, température, nutrition), ni d'une immobilité due à un épuisement des glandes génitales, mais d'une véritable *diapause*, analogue à celle qu'on observe chez beaucoup d'insectes, et qui paraît relever de causes internes (ou de facteurs externes inconnus, à cause des relations avec les saisons?). Cette diapause mérite une étude spéciale, que j'ai entreprise, mais qui est encore trop peu avancée pour que j'en expose les résultats.

Il est possible qu'une température très élevée ou très basse, ou que la dessiccation de la terre, provoquent un arrêt temporaire de l'activité et un enroulement chez certains vers. Un tel phénomène, s'il existe, est alors, en dépit des apparences, différent de la diapause que j'ai observée. J'ai pu étudier en Auvergne, tout récemment (Noël 1928), l'influence du froid sur *A. caliginosa*. Pendant les journées douces d'hiver, les animaux se tiennent assez près de la surface. Survient-il de fortes gelées ou des chutes de neige, les vers s'enfoncent profondément dans le sol, mais sans s'enrouler. Des vers abandonnés pendant 24 heures à l'extérieur dans des récipients pleins de neige meurent sans s'enrouler. J'ai aussi conservé dans une grange abritée des vers de la même espèce et d'espèces voisines, dans de grands pots à fleurs pleins de terre. La gelée a

très progressivement gagné les vers, qui sont tous morts sans chercher à s'enrouler. Ces expériences grossières seront perfectionnées, mais elles semblent bien exclure, au moins pour plusieurs espèces, la possibilité d'enroulement sous l'influence du froid.

Il se peut que la chaleur ou la dessiccation hâtent la diapause, c'est ce que montreront des expériences. Je pense que la sécheresse, si elle ne déclanche pas la diapause, en prolonge la durée, car les vers ne semblent s'éveiller, dans la nature, qu'aux premières pluies d'automne.

Dans mes élevages, j'ai observé l'enroulement de presque tous les animaux. Je pense que ce phénomène est général, et que les rares exceptions que je relève dans mes cahiers d'expérience ne sont qu'apparentes. En effet, dans ces derniers cas, mes notes témoignent que j'ai négligé d'observer les sujets pendant un trimestre, à la saison d'enroulement. Ils ont donc pu, à mon insu, traverser une période de diapause. Je n'ai enregistré d'exception certaine que dans le cas de certains castres réunis par couples, qui peuvent rester en activité pendant au moins 17 mois, sous l'influence, semble-t-il, des accouplements répétés. L'importance de ces exceptions sera envisagée plus loin.

La diapause paraît en général survenir assez graduellement, après la fin de l'activité génitale ; mais j'ai pu observer des sujets frappés par la diapause alors que leur clitellum était encore assez fortement développé. Je n'ai remarqué de tels cas de diapause brutale qu'à des saisons tardives (fin juillet, août), et, dans ces cas, les caractères sexuels somatiques régressent très rapidement.

Cette diapause, dont les causes sont encore inconnues, marque une des époques les plus importantes de la vie du ver, et paraît tenir sous sa dépendance la plupart des fonctions essentielles. Pendant la diapause, l'animal jeûne. L'appétit est ainsi nettement cyclique : nul pendant la diapause (en été), il est très grand après le réveil (en automne), se maintient à cet état pendant tout l'hiver, puis décroît en général au printemps pour redevenir nul à la diapause suivante. Dans la nature, lorsque la quantité de nourriture offerte est suffisante (et c'est presque toujours le cas), c'est l'appétit seul qui commande à la

nutrition. Celle-ci subit donc des variations cycliques calquées sur celle de l'appétit.

L'activité génitale est également cyclique, et son cycle suit exactement celui de la nutrition. Les deux gros *Allolobophora* que j'étudie dans le présent travail sont en effet au repos génital pendant la diapause. L'activité génitale commence plus ou moins tôt à l'automne et atteint son maximum en hiver, pour décroître au printemps jusqu'à la diapause suivante, où elle est nulle. Le cycle de développement et de régression des caractères sexuels somatiques est identique au précédent.

Enfin, avec mon ami ABELOOS, j'ai montré récemment (1928) que chez *A. longa* et *A. terrestris*, le pouvoir de régénérer la queue était cyclique, présent pendant la période de diapause, et absent durant le reste de l'année. Au contraire, chez les mêmes espèces, la faculté de régénérer la tête persiste en toute saison.

Notre connaissance de la biologie des Lombriciens, surtout des espèces étudiées ici, est maintenant suffisante pour que nous puissions passer aux recherches expérimentales. Toutefois, je consacrerai un second chapitre d'introduction à exposer l'anatomie des organes génitaux et des caractères sexuels somatiques des mêmes animaux chez le jeune, et chez l'adulte aux différentes phases du cycle sexuel. Ainsi le détail des expériences sera-t-il facile à comprendre.

CHAPITRE III

ANATOMIE DES ORGANES GÉNITAUX ET DES CARACTÈRES SEXUELS SOMATIQUES

L'anatomie des organes génitaux des Oligochètes a été difficile à élucider. Depuis la découverte par WILLIS, en 1672, des vésicules séminales et des spermathèques, aucun progrès sensible n'a été fait jusqu'au début du XIX^e siècle. Les canaux déférents furent remarqués et figurés en 1820 par J. LÉO, les pavillons génitaux mâles en 1828 par DUGÈS. Aucun fait positif nouveau ne fut signalé jusqu'en 1856, et l'interprétation des différents organes reconnus fit l'objet de polémiques sans fin. Les vésicules séminales étaient souvent interprétées comme des ovaires, les grégارين parasites qu'elles hébergent constamment étant prises pour des œufs et leurs kystes pleins de spores pour des stades de segmentation. La découverte et l'interprétation correcte des ovaires par J. d'UDEKEM en 1856 réalisait un progrès important, mais cet auteur prenait à tort les extrémités effilées des ovaires pour des oviductes. Cette découverte n'était pas encore publiée, et la confusion était à son comble, lorsque le problème fut posé à un jeune étudiant en médecine, E. HERING. Ce dernier publiait en 1856, la même année que J. d'UDEKEM un mémoire de 24 pages, accompagné d'une planche, où se trouvait parfaitement et complètement résolue une question qui avait tenu en échec les meilleurs anatomistes. HERING découvrait les vrais testicules dans les 10^e et 11^e segments et les reconnaissait pour tels. Il interprétait les vésicules séminales comme des réservoirs où s'effectue la maturation des éléments séminaux. Il retrouvait les ovaires et reconnaissait leur insertion à la partie antérieure du 13^e segment. Il découvrait aussi les véritables oviductes et décrivait exactement leur structure et leur trajet. Il découvrait enfin les réceptacles ovariens. L'appareil génital des Lombriciens était désor-

mais complètement connu. Les travaux ultérieurs n'ont rien ajouté d'essentiel à celui de HERING. Malheureusement, le manque d'autorité de son auteur en fit accueillir les résultats avec indifférence, ou même avec hostilité. E. RAY LANKESTER publiait en 1865 un travail qui marquait une régression nette, où, par exemple, l'existence des testicules est niée. CLAPARÈDE (1870), EDMOND PERRIER (1872), HORST (1876), etc., ne surent, eux non plus, retrouver tous les résultats de HERING. Les traités de Zoologie, sauf celui de GEGENBAUR, s'obstinent jusqu'après 1880 à répéter les vieilles erreurs. Ce n'est qu'à partir de cette date que BLOOMFIELD (1880), VEJDovsky (1885), BERGH (1886) confirment les résultats de HERING et que ceux-ci prennent définitivement place dans la science. Encore faut-il faire une restriction. BUGNION et POPOFF dans trois travaux parus en 1905, reviennent à une conception abandonnée depuis plus de vingt ans. Les vésicules séminales seraient pour eux autant de « grands testicules » qui s'ajouteraient aux « petits testicules » découverts par HERING. Cette interprétation étonnante paraît comporter, pour ses auteurs, une évidence telle qu'ils n'éprouvent pas le besoin de la justifier. Après avoir lu plusieurs fois leurs mémoires, j'ai pu découvrir cette seule phrase qui puisse être interprétée comme un argument : « On voit que le grand testicule, « observé avant la spermatogénèse, est un organe compact, « parenchymateux, offrant bien les caractères d'une glande « sexuelle mâle » (*Arch. Zool. Expér.*, p. 352). Critères qui leur permettent (*ibid.*, p. 351) de baptiser « 5^e ébauche testiculaire » le rudiment chez le jeune des réceptacles ovariens, vésicules creuses où les œufs séjournent avant d'être pondus !

Il est regrettable que E. YUNG, dans son *Traité de Zoologie des Invertébrés* (1920, p. 247), expose comme un fait acquis l'interprétation de BUGNION et POPOFF.

Je vais décrire assez sommairement l'anatomie des organes génitaux et des caractères sexuels somatiques chez le jeune, et chez l'adulte aux différentes phases du cycle génital, d'*Allolobophora terrestris* que je prends pour type. Les différences chez *A. longa* par rapport au type sont faibles et seront décrites ensuite. L'exposé qui va suivre n'a été conçu que comme une introduction aux expériences (castrations et greffes) qui sont relatées dans les chapitres suivants.

*
* *

Jeune ver, au sortir du cocon. — Les glandes génitales se différencient au cours de la vie embryonnaire et, au sortir du cocon, le jeune ver présente déjà les trois paires de glandes génitales qu'il conservera toute sa vie (fig. 4) : une paire dans le 10^e segment, attachée à la face postérieure du dissépiment 9-10 (*t. 1*) ; une paire dans le 11^e segment, attachée à la face postérieure du dissépiment 10-11 (*t. 2*) ; une paire dans le 13^e segment,

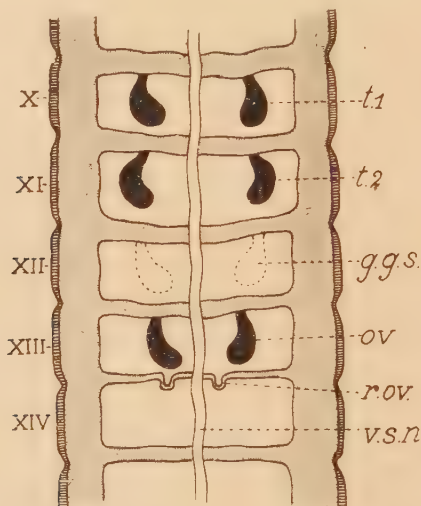


Fig. 4. — Coupe optique frontale très schématisée dans les segments génitaux d'*Allolobophora terrestris*, Sav. au sortir du cocon. *t*₁, *t*₂, testicules ; *g. g. s.*, glandes génitales supplémentaires ; *ov*, ovaires ; *r. ov.*, ébauches des réceptacles ovariens ; *v. s. n.*, vaisseau sus-nervien. Les numéros des segments sont indiqués en chiffres romains.

attachée à la face postérieure du dissépiment 12-13 (*ov.*). En outre, il n'est pas rare de trouver une paire de glandes génitales supplémentaires, d'existence temporaire, dans le 12^e segment (*g. g. s.*), et, quelquefois, le 14^e segment en possède encore une paire, qui peut persister très longtemps. Toutes ces glandes génitales sont encore fort petites, et semblables entre elles. On peut déjà y distinguer deux catégories de cellules : les cellules germinales, à noyau volumineux, d'aspect turgescent, où la chromatine se présente en général sous la forme de

courts filaments, et où les mitoses sont fréquentes, et les cellules accessoires, à noyau de type banal, plus petit, plus fripé dans les préparations. Toutes les glandes génitales ont des insertions homologues, situées au niveau de la chaîne nerveuse ventrale, près du point où les néphridies percent les dissépiments.

Plus dorsalement, au niveau du vaisseau sus-nervien, on aperçoit en outre dès ce stade précoce, à la face postérieure du dissépiment 13-14, une paire d'amas serrés de petites cellules à gros noyau riche en chromatine : ce sont les ébauches des réceptacles ovariens (*r. ov.*). On ne trouve par contre encore trace ni des pavillons génitaux, ni des vésicules séminales, ni des spermathèques.

Le jeune ver ne présente aucune indication du clitellum, ni d'aucun des autres caractères sexuels somatiques externes.

Jeune ver, à l'âge de deux mois. — Au bout de deux mois environ, le ver, s'il a été bien alimenté, a notablement grandi, mais il est encore tout à fait infantile et dépourvu de caractères sexuels somatiques externes. Il ne présente plus, en général, que les trois paires de glandes génitales définitives, celles des 10^e, 11^e et 13^e segments (fig. 5). Les deux premières paires sont semblables, et différenciées en testicules nettement reconnaissables comme tels (*t. 1, t. 2*), tandis que la troisième paire (*ov.*) a déjà les caractères d'ovaires, avec des ovocytes assez gros. Les testicules sont de petites lames allongées et aplaties, ayant la structure d'un parenchyme compact de cellules germinales à gros noyau, turgescents. A la périphérie, des cellules accessoires à noyau plus petit, plus fripé, forment une enveloppe assez lâche, et, à l'intérieur de l'organe, au milieu des cellules germinales, on trouve quelques-unes de ces petites cellules de type banal. La chromatine des cellules germinales se présente sous la forme de courts bâtonnets d'un calibre assez uniforme, disposés surtout à la périphérie du noyau. Cet aspect des spermatogonies primitives se retrouve chez les ovogonies primitives, mais il est propre aux cellules germinales et permet de les distinguer immédiatement de toutes les autres cellules de l'animal. Il persistera pendant toute la vie.

Les ovaires ont une taille et une forme analogues à celles des

testicules; toutefois, leur extrémité libre est effilée. On y distingue, comme dans les testicules, des cellules germinales et des cellules accessoires. Les ovogonies primitives, situées près de la base de l'organe, sont identiques aux spermatogonies primitives et présentent le même noyau caractéristique. Vers l'extrémité de l'ovaire, on trouve des ovocytes en voie de croissance, avec noyau volumineux, gros nucléole et chromatine rare. Dans une position intermédiaire, on remarque un assez

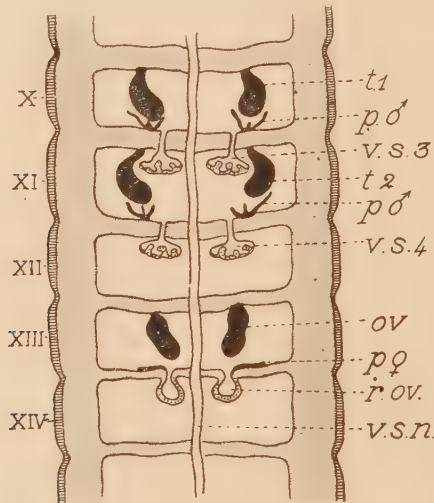


Fig. 5. — Coupe optique frontale très schématique dans les segments génitaux d'*Allolobophora terrestris*, Sav. jeune, bien avant la puberté. t_1 , t_2 , testicules; $p. \sigma$, ébauches des pavillons génitaux mâles; $v. s. 3$, $v. s. 4$, ébauches des vésicules séminales 3 et 4; $ov.$, ovaires; $r. ov.$, ébauches des réceptacles ovariens; $p. \varphi$, ébauches des pavillons génitaux femelles; $v. s. n.$, vaisseau sus-nervien. — Les numéros des segments sont indiqués en chiffres romains.

grand nombre d'ovocytes dont le noyau est à l'un des stades si faciles à reconnaître de la prophase de la première mitose de maturation (synapsis, etc...). Je n'ai pas fait un examen approfondi de ces figures dans l'ovaire infantile, mais elles m'ont paru absolument normales. L'existence de prophases méiotiques chez le jeune n'est pas très rare; elle est même parfois la règle par exemple chez la femelle des Mammifères. Mais elle est remarquable chez les Lombriciens, car elle est, ici, restreinte à l'ovaire. C'est beaucoup plus tard seulement, vers la fin de

la puberté, qu'apparaîtront chez ces animaux les premiers spermatocytes et les premières méioses des cellules génitales mâles. Il y a là l'indication nette qu'une partie au moins des causes de la maturité des cellules génitales chez les Lombriciens est d'origine intrinsèque, donnée intéressante, car nos connaissances sur les causes de la maturation des gamètes sont très fragmentaires, mais semblent généralement en accord avec ce que nous apprennent les Lombriciens.

Les réceptacles ovariens (*r. ov*), qui étaient ébauchés dès la sortie du cocon, sont maintenant beaucoup plus volumineux. Ils sont creux et apparaissent comme deux petits sacs à paroi très épaisse, appendus à la face postérieure du dissépiment 13-14, et communiquant par un large orifice avec la cavité du 13^e segment, siège de l'ovaire. A la face antérieure du même dissépiment 13-14 commencent à s'étaler à partir des orifices des réceptacles ovariens deux lames épithéliales plates, formées chacune d'une seule couche de petites cellules à volumineux noyaux très chromatiques. Ce sont les ébauches des pavillons génitaux femelles (*p. ♀*).

A la face antérieure des dissépiments 10-11 et 11-12, c'est-à-dire dans les segments testiculaires, et dans une situation homologue de celle des pavillons génitaux femelles, on aperçoit deux paires d'amas saillants et lobés de petites cellules à gros noyaux très riches en chromatine. Ces petits organes sont les ébauches des pavillons génitaux mâles (*p. ♂*).

Enfin, beaucoup plus dorsalement, sur les côtés du tube digestif, dont la glande de MORREN est déjà bien différenciée, on remarque à la face postérieure des dissépiments 10-11 et 11-12, les ébauches des deux paires postérieures de vésicules séminales (*v. s. 3* et *v. s. 4*). Ce sont, comme les réceptacles ovariens, des sacs qui communiquent par un orifice, percé dans le dissépiment dont ils dépendent, avec la cavité du segment immédiatement antérieur à celui dans lequel ils font saillie. Mais, à la différence des réceptacles ovariens qui ont une cavité arrondie et simple et une paroi épaisse, les vésicules séminales sont plissées, lobées, possèdent une série de cavités irrégulières qui communiquent entre elles; et leur paroi est généralement mince. Elles ne renferment rien dans leurs cavités.

Le jeune ver, deux mois après sa naissance, ne possède donc

encore ni vésicules séminales antérieures (celles des 9^e et 10^e segments), ni spermathèques, ni voies évacuatrices des produits génitaux (mais ce dernier point est à préciser).

Grand ver immature, à la fin de la période infantile. — Le ver continue à croître en conservant ses caractères infantiles pendant plusieurs mois, ce temps étant variable suivant les conditions de nutrition. Les figures 1 et 2 de la planche IV sont des photographies d'un très grand individu immature de l'espèce *A. terrestris*, Sav., vu dorsalement (fig. 1) et ventralement (fig. 2). L'animal ne présente encore aucune différenciation extérieure nette dans la région génitale, ni dans celle du clitellum.

Les organes génitaux sont désormais au complet, et ne présenteront plus, jusqu'à la fin de la vie, que des alternances d'activité et de repos, de développement et de régression (fig. 6 et 7).

Il y a deux paires de *testicules*, situées dans les segments 10 et 11, et qui s'insèrent respectivement sur la face postérieure des dissépiments 9-10 et 10-11, au niveau de la chaîne nerveuse et au voisinage des points où les néphridies traversent ces cloisons intersegmentaires. Les spermatozoïdes mûrs sont collectés par deux paires de *pavillons génitaux mâles*, situés dans les segments testiculaires en face des testicules, à la face antérieure des dissépiments 10-11 et 11-12. Ces pavillons génitaux mâles sont des entonnoirs plissés d'une manière compliquée, et qui conduisent chacun dans un canal déférent qui traverse le dissépiment sur lequel le pavillon s'insère. A la face postérieure du dissépiment chaque canal déférent, avant de poursuivre sa course, se pelotonne sur lui-même en un véritable épидидyme. De chaque côté, les deux canaux déférents se réunissent, dans le 12^e segment, en un canal déférent commun qui, accolé à la paroi ventrale du corps, tout contre la couche de muscles longitudinaux, poursuit un trajet rectiligne jusqu'au 13^e segment, où se trouvent les deux *orifices génitaux mâles*.

Les Lombriciens du genre *Atolobophora* possèdent 4 paires de *vésicules séminales* : deux petites, situées respectivement dans les segments 9 et 10, qui s'insèrent à la face antérieure des dissépiments 9-10 et 10-11, et s'ouvrent chacune, par un canal qui traverse le dissépiment, dans le segment postérieur à celui dans lequel elles sont situées, c'est-à-dire dans les segments testiculaires ; — et deux grandes paires de vésicules séminales, situées dans les segments 11 et 12, qui s'insèrent à la face postérieure des dissépiments 10-11 et 11-12 et s'ouvrent également dans les segments testiculaires (10 et 11) chacune par un canal percé dans le dissépiment dont elles dépendent.

Je désignerai par la suite les paires de vésicules séminales par les numéros 1, 2, 3 et 4, suivant leur ordre de succession d'avant en arrière. A chaque testicule correspond ainsi une paire de vésicules séminales : une petite,

située dans le segment immédiatement antérieur, une grande, logée dans le segment qui suit le segment testiculaire considéré. Les 8 vésicules séminales sont complètement indépendantes les unes des autres, et n'ont pas d'annexe commune consistant en une portion du coelome séparée du reste par une cloison, comme dans le genre *Lumbricus* (qui ne possède d'ailleurs que 3 paires de vésicules séminales). Les grosses espèces du genre *Allolobophora* présentent donc une disposition anatomique très favorable pour les expériences de castration.

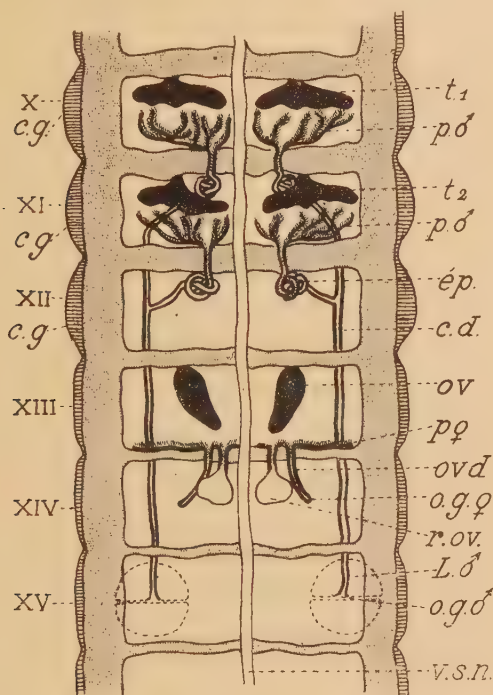


Fig. 6. — Coupe optique frontale très schématisée dans la partie ventrale des segments génitaux d'*Allolobophora terrestris*, Sav., adulte. Légende, comme dans la fig. 5. En outre : *c. g.*, coussinets glandulaires cutanés ; *ép.*, épididyme ; *c. d.*, canal déférent ; *ovd.*, oviducte ; *o. g. ♀*, orifice génital femelle ; *L. ♂*, lèvres glandulaires des orifices génitaux mâles ; *o. g. ♂*, orifice génital mâle.

Les ovaires sont au nombre d'une paire, située dans le 13^e segment. Ils sont appendus au dissépiment 12-13, dans une position homologue à celle des testicules, au niveau et de chaque côté de la chaîne nerveuse ventrale. A chaque ovaire est annexé un *pavillon génital femelle*, disque plat de cellules vibratiles, accolé à la face antérieure du dissépiment 13-14. Sur ce pavillon s'ouvrent dans une position excentrique deux orifices : celui d'un oviducte et celui d'un *réceptacle ovarien*. L'oviducte traverse le dissépiment

13-14 et va aboutir, après un trajet assez court à travers la musculature du corps, à l'orifice génital femelle correspondant, situé dans le 14^e segment, au niveau de la paire de soies ventrale du même côté (pl. V, fig. 24 et 25, o. g. ♀).

Enfin, aux organes génitaux sont annexées 2 paires de *spermathèques*, situées dans les 10^e et 11^e segments, au contact du dissépinement antérieur (pl. VII, fig. 64 et 69, st). Ce sont des poches sphériques étroitement accolées à la paroi du corps et qui débouchent à l'extérieur chacune par un canal, qui s'ouvre au niveau des soies latérales dans le sillon intersegmentaire dont elles sont le plus rapprochées. Les orifices des spermathèques

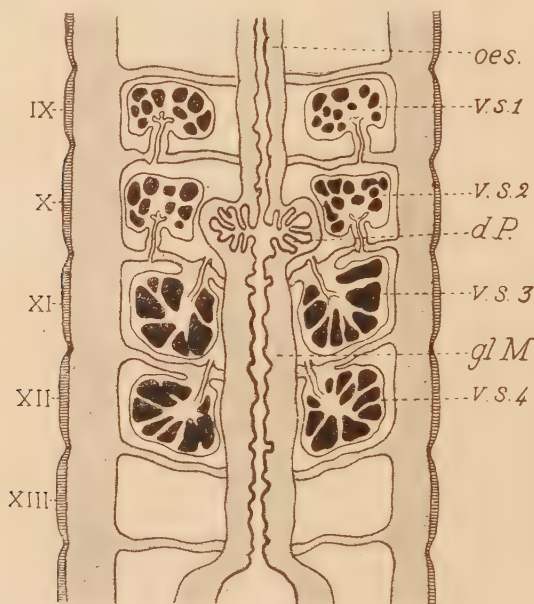


Fig. 7. — Coupe optique frontale très schématisée dans la partie moyenne des segments génitaux d'*Allolobophora terrestris*, Sav., adulte. La coupe passe par le milieu du tube digestif. *oes.*, œsophage; *d. P.*, diverticule de PERRIER; *gl. M.*, glande de MORREN; *v. s. 1* à *v. s. 4*, vésicules séminales 1 à 4. Les parties noires dans les vésicules séminales représentent les amas de cellules génitales mâles en train d'évoluer. — En chiffres romains : les numéros des segments.

sont donc situés dans les sillons intersegmentaires 9-10 et 10-11. Les spermathèques sont des invaginations de la peau. C'est dans leur cavité que s'accumule le sperme au cours de l'accouplement, mais elles sont, anatomiquement, tout à fait indépendantes des organes génitaux.

L'état de tous ces organes à la fin de la période infantile, immédiatement avant la puberté, est le suivant :

Les *testicules* sont des lames aplaties, un peu plissées. Ils ont la structure d'un parenchyme extrêmement compact de cellules presque réduites à leur noyau, assez volumineux, mais d'aspect banal. A la base des testicules, près de leur point d'insertion, on trouve une zone de cellules à cytoplasme plus abondant, à noyau turgescent, et où la chromatine présente la disposition que j'ai décrite plus haut et qui caractérise les cellules germinales primordiales.

Les *vésicules séminales*, encore petites, ont, examinées entières à un faible grossissement, l'aspect de têtes de choux-fleurs. Les coupes montrent qu'elles sont constituées par un parenchyme de cellules conjonctives richement irrigué par le sang et creusé d'une multitude de fissures, qui communiquent toutes entre elles et aboutissent au canal creusé dans le dissépiment par lequel ce système compliqué de cavités communique avec le cœlome des segments testiculaires. Les petites vésicules séminales, logées dans les segments 9 et 10, sont portées chacune par un pédicule très net. Les grandes (contenues dans les segments 11 et 12) sont sessiles et accolées par une large surface au dissépiment qui les porte. Les petites (paires 1 et 2) ont une position tout à fait latérale. Au contraire les grandes (paires 3 et 4), et surtout leurs orifices, sont situées très près du tube digestif. Au stade que je décris, chez les très grands immatures, les vésicules séminales sont presque vides, et leurs cavités presque virtuelles. Pourtant on y trouve déjà, surtout dans les grandes, un petit nombre de groupes mûriformes de cellules à noyau volumineux, qui sont des spermatogonies, identiques à celles qui constituent la plus grande partie du testicule. Des groupes mûriformes analogues se rencontrent dans la cavité des segments testiculaires; et on voit nettement sur les coupes qu'ils se détachent des testicules.

On assiste ainsi au début de la spermatogénèse : l'extrémité des testicules se dissocie en groupes mûriformes de spermatogonies qui deviennent libres dans le cœlome et passent, par un mécanisme qui n'a pas encore été éclairci, dans les vésicules séminales, où s'effectuera leur évolution ultérieure.

Chez les grands immatures, dont les ébauches des caractères sexuels somatiques externes ne sont pas encore perceptibles sur l'animal entier, les gonies parvenues dans les vésicules

séminales sont toutes au stade où elles se trouvaient au moment où elles se sont détachées des testicules. Il ne semble même pas qu'elles aient subi la multiplication qui précédera leur transformation en spermatocytes.

Les pavillons génitaux mâles ont déjà un développement notable, mais ils sont encore assez peu plissés. Ils sont constitués essentiellement par un épithélium vibratile cylindrique où les noyaux, allongés et riches en chromatine, sont extrêmement serrés les uns contre les autres, le cytoplasme des cellules étant fort réduit sur les côtés des noyaux. Les canaux déférents, dans lesquels débouchent les organes précédents, sont des tubes presque réduits à l'épithélium vibratile qui les limite intérieurement. Près de leur origine, ils sont pelotonnés en espèce d'épididymes. L'épithélium vibratile des canaux déférents est d'un tout autre type que celui des pavillons génitaux : il est formé d'une couche unique de cellules presque cubiques, à noyau sphérique, et dont la surface libre, du côté de la lumière du tube, porte un assez petit nombre de cils vibratiles extrêmement longs, d'abord perpendiculaires à la surface de la cellule, puis qui se coudent à angle droit et, s'accolant les uns aux autres, forment dans la lumière du tube un manchon épais et continu dont les parois vibrent dans la direction des orifices génitaux mâles.

Les ovaires sont des lames assez plates, de contour piriforme, insérées au dissépinement 12-13 par leur extrémité élargie. Leur base est constituée par des cellules germinales primordiales identiques en apparence à celles qui occupent la base des testicules ; puis vient la zone des prophases méiotiques, où l'on trouve en grande abondance des centrotaxies et des synapsis avec contraction tout à fait typiques. En s'éloignant toujours de la base, on arrive à la zone de grande croissance des ovocytes ; quelques-uns de ces éléments sont déjà volumineux et paraissent avoir commencé leur vitellogénèse (ce dernier fait nécessite des vérifications cytologiques, que je n'ai pas encore entreprises). La maturité précoce des cellules germinales femelles est, à ce moment encore, nettement à opposer à l'état des cellules germinales mâles, qui sont toujours au stade de spermatogonies, bien qu'un petit nombre de groupes mûrifor-

mes se soient détachés des testicules et aient émigré dans les vésicules séminales.

Les pavillons génitaux femelles sont constitués par une plaque d'épithélium vibratile accolé à la face antérieure du dissépiment 13-14. Ses caractères histologiques rappellent ceux des pavillons génitaux mâles, mais les cellules sont moins hautes. Les oviductes, qui naissent sur les pavillons génitaux femelles dans une position excentrique, ont de leur côté des caractères qui rappellent ceux des canaux déférents.

Sur chaque pavillon génital femelle débouche, encore dans une position excentrique, et près de la ligne médiane du corps, un canal percé à travers le dissépiment 13-14, par lequel le réceptacle ovarien correspondant communique avec le segment ovarien. Les réceptacles ovariens, homologues des vésicules séminales, mais beaucoup plus petits qu'elles, sont comme ces dernières des organes creux. Leur cavité est assez simple, et leur paroi, épaisse, est richement pourvue de muscles. Ces organes ont une très riche irrigation sanguine.

Les spermathèques sont des vésicules creuses encore assez petites et à paroi épaisse, constituée essentiellement par un épithélium cylindrique de hautes cellules sans caractère glandulaire.

Bien qu'extérieurement on ne puisse apercevoir aucune trace des caractères sexuels somatiques, l'étude de coupes pratiquées dans les régions où ils apparaîtront montre que certains d'entre eux commencent déjà à s'ébaucher.

La gaine épithéliale des soies ordinaires passe insensiblement à l'épithélium cutané au point où la soie débouche à l'extérieur. Au contraire, au point de raccord de la gaine des soies *ventrales* des 10^e, 11^e et 12^e segments et de la peau, débouchent de petits tubes épithéliaux qui sont visiblement de courtes invaginations secondaires des gaines des soies dont elles ont la structure. Ce sont les ébauches des *glandes sétales* de la région génitale. La peau ventrale des segments où se rencontrent ces glandes possède encore, à ce moment, la même structure que celle des segments voisins.

Les orifices génitaux mâles sont situés chacun dans une petite fossette, ventralement et sur les côtés du 15^e segment.

Dans ces fossettes, et sur une certaine étendue autour d'elles, la peau présente des caractères particuliers. Les grosses cellules muqueuses claires qui pullulent dans la peau normale y sont pratiquement absentes, et l'épithélium cutané, dans cette région, est formé de cellules cylindriques très étroites et très serrées les unes contre les autres : c'est l'ébauche, imperceptible extérieurement, des lèvres glandulaires saillantes qui entourent les orifices génitaux mâles chez les adultes au moment de la reproduction.

Des coupes pratiquées dans la région où se différenciera plus tard le clitellum montrent que les soies ventrales, dans les 30^e, 31^e et 33^e segments présentent des ébauches de glandes sétales analogues à celles de la région génitale. Dans ces mêmes segments, en outre, la peau ventrale, dans une large zone autour des soies ventrales, présente quelques modifications. Les cellules muqueuses y sont absentes et l'épithélium cutané est formé d'une couche externe de cellules cylindriques étroites et d'une couche interne de cellules plus petites, disposées sans ordre apparent. Ces plages spéciales sont les ébauches de différenciations glandulaires qui deviendront très apparentes chez les adultes au moment de l'activité génitale.

*
..

Début de la puberté. — Le début de la puberté se manifeste par l'apparition de caractères extérieurs nouveaux (pl. IV, fig. 3 et 4 pour *A. terrestris*, fig. 5 et 6 pour *A. longa*). Dans la région génitale, autour des soies ventrales pourvues de glandes sétales, on voit de petites aréoles blanchâtres. Sur les côtés du 15^e segment, au niveau des orifices génitaux mâles, on remarque une petite fente entourée de lèvres très légèrement saillantes (o. g. ♂, fig. 4 et 6, pl. IV).

Dorsalement, rien n'indique encore le futur clitellum (qui ira du 27^e au 33^e segment); mais ventralement la base des soies pourvues de glandes sétales (soies ventrales des 30^e, 31^e et 33^e segments) présente l'aspect de petites papilles saillantes (fig. 4, pl. IV, p. r.). Enfin, dans une position plus latérale que les tubercules précédents, on trouve dans les 32^e et 34^e segments une

paire de petites taches qui sont les ébauches des *tubercules de la puberté* (fig. 4, pl. IV, t. p.).

La structure de ces différents organes est la suivante. Dans la région génitale, autour des glandes sétales et sur un espace qui correspond aux aréoles blanches visibles extérieurement, l'épithélium cutané possède maintenant des caractères spéciaux. Les grandes cellules muqueuses claires, si abondantes dans la peau normale, y ont presque disparu. Il est constitué d'une couche externe de cellules cylindriques étroites fortement serrées les unes contre les autres, doublée intérieurement d'une couche assez épaisse de cellules épithéliales disposées sans ordre apparent. Les lèvres qui entourent les orifices génitaux mâles sont formées par des épaisissements de l'épithélium cutané. A leur niveau les cellules muqueuses sont absentes et la peau est formée d'une couche externe de cellules cylindriques et d'un massif interne dense, assez épais, de cellules épithéliales disposées sans ordre.

Dans la région clitellaire, la peau dorsale est normale et ne présente encore aucune modification. La structure des ébauches des tubercules de la puberté est analogue à celle des lèvres qui entourent les orifices génitaux mâles, et les petits tubercules des 30^e, 31^e et 33^e segments résultent également de modifications de l'épithélium cutané, plus compliquées que les précédentes, mais du même ordre.

Les *organes génitaux* sont plus développés qu'au stade précédent. Les testicules sont plus grands, mais ont sensiblement la même structure. Toutefois, la dissociation des extrémités en groupes mûriformes de spermatogonies, qui tombent dans la cavité coelomique, est plus intense. Ces éléments vont s'accumuler dans les vésicules séminales, qui en renferment une quantité notable et sont déjà volumineuses. Le stade spermatogonie n'est pas franchi, mais on remarque quelques figures de mitoses qui témoignent que la période de multiplication des gonies est commencée. Les pavillons génitaux mâles sont plus volumineux et plus fortement plissés. L'épithélium vibratile qui en constitue la partie essentielle est formé de cellules plus grandes, à cytoplasme plus abondant et à ciliature plus forte qu'au stade précédent. Il en est de même des canaux déférents. Les ovaires sont également plus développés et renferment des ovocytes

plus volumineux. La croissance des pavillons génitaux femelles est analogue à celle des pavillons génitaux mâles. Les réceptacles ovariens sont, eux aussi, plus développés et plus richement irrigués.

*
* *

Puberté. — La puberté se manifeste par le développement complet des caractères sexuels somatiques *ventraux*, que nous avons vus s'ébaucher précédemment. La détermination spécifique des *Allolobophora* est fondée sur la disposition de ces caractères qui, sensiblement constante à l'intérieur d'une même espèce, varie au contraire d'une espèce à l'autre. Chez *A. terrestris*, que j'ai pris pour type (Pl. IV, fig. 13), elle se présente ainsi : Les 10^e, 11^e et 12^e segments (qui appartiennent à la région génitale), sont pourvus chacun d'une paire de larges coussinets légèrement saillants, et d'une couleur blanc crème qui tranche sur le bistre léger de la peau ventrale des autres segments. Ces coussinets (*c. g.*) se rejoignent presque sur la ligne médiane ventrale et, sur les côtés, s'étendent presque jusqu'aux soies latérales. Les soies ventrales (que l'on distingue un peu sur la fig. 13, pl. IV) occupent leur centre.

Les orifices génitaux mâles (*o. g. ♂*), situés au 15^e segment, sont entourés chacun d'une paire de lèvres volumineuses d'une couleur analogue à celle des organes précédents.

Dans la région clitellaire ventrale, on trouve dans chacun des segments 30, 31 et 33, une paire de larges papilles saillantes, de couleur blanc crème, qui entourent chacune la base d'une paire de soies ventrales. Les animaux photographiés dans les planches qui illustrent ce travail ont été anesthésiés, puis fixés par des réactifs variés. Au cours de ce traitement, les papilles dont il est question s'affaissent, se fondent avec la peau environnante ; au contraire, la base des soies qui occupent leur centre devient saillante : aspect anormal, que l'on remarque sur la figure 13, pl. IV, et sur les photographies analogues.

Enfin, dans la même région, on distingue sur les côtés du corps, entre les soies latérales et les soies ventrales, les *tubercules de la puberté* (*t. p.*), petits organes légèrement saillants, d'un aspect cireux et de couleur brun rougeâtre (assez varia-

ble). Chez *A. terrestris*, ces organes constituent de chaque côté deux taches arrondies, situées respectivement dans le 32^e et le 34^e segment et reliées, à travers le 33^e segment, par une bande étroite.

Dorsalement, l'animal ne présente encore aucune indication du futur clitellum. Du 27^e au 35^e segment, où cet organe apparaîtra bientôt, la peau du dos est toujours absolument semblable à celle des autres segments.

Les organes qui viennent d'être énumérés sont tous glandulaires. L'étude de leurs ébauches nous a montré précédemment qu'ils doivent être considérés comme des différenciations locales de l'épithélium cutané. Leur structure est assez compliquée, et je la décrirai en détail dans un travail anatomique. Il suffit dans le présent mémoire, consacré à l'étude expérimentale de leur déterminisme, de résumer leurs caractères histologiques communs. A leur niveau, la peau est constituée par un épithélium cylindrique où les cellules muqueuses, si nombreuses dans la peau des autres régions du corps, sont très rares, ou même absentes. Sous cet épithélium et avant les muscles circulaires de la paroi du corps, est logée une couche parfois très épaisse de cellules glandulaires dont il existe plusieurs types, les uns communs à plusieurs catégories d'organes, les autres propres à certaines régions.

Dans les diverticules des glandes sétales, en particulier, aboutissent des cellules glandulaires extrêmement allongées et qui, couchées sous l'épithélium de revêtement cutané, et parallèles aux fibres musculaires circulaires, peuvent se confondre avec ces fibres lors d'un examen sommaire.

Les premiers auteurs qui ont étudié les glandes cutanées ventrales des segments génitaux leur attribuaient la fonction de sécréter les éléments du cocon. J. D'UDEKEM (1855 et 1856) leur donnait pour cette raison le nom de *glandes capsulogènes*. VEJDovsky (1884, p. 149) pensait que ces glandes sécrétaient seulement le vitellus extra-ovulaire contenu dans le cocon, et proposait de les nommer *glandes de l'albumen*. Les recherches de GROVE (1925) et de GROVE et COWLEY (1926 et 1927), et certains de mes résultats expérimentaux que j'exposerai plus loin, démontrent au contraire que le cocon, paroi et contenu, est sécrété par la partie dorsale du clitellum, par la vraie *ceinture*,

qui n'est pas encore présente au stade de « puberté ». Les dénominations anciennes doivent donc être abandonnées.

Toutes les cellules glandulaires qui constituent les organes cutanés ventraux que j'ai décrits peuvent déverser à l'extérieur, directement ou indirectement, des substances gluantes encore mal étudiées, mais qui doivent jouer un rôle *lors de l'accouplement* (GROVE et COWLEY, 1927). Tant que ce point ne sera pas complètement éclairci, il conviendra, je pense, de donner à tous ces organes des dénominations provisoires, purement descriptives. J'appellerai les plus antérieurs : *coussinets glandulaires de la région génitale* (c. g. sur les figures), et ceux de la région clitellaire qui entourent les soies ventrales : *papilles clitellaires ventrales* (p. v. sur les figures). La vieille dénomination de *tubercules de la puberté* pour les organes latéraux de la même région peut être conservée.

Les soies ventrales auxquelles sont annexées des glandes cutanées sont maintenant d'un type spécial. Remarquablement longues et effilées, elles sont beaucoup plus grandes que les soies normales. Ce sont des *soies copulatrices*.

Dans la partie dorsale de la région clitellaire, qui ne présente encore extérieurement aucune modification, l'épithélium cutané commence pourtant à s'épaissir par adjonction, à la partie basale, d'une mince couche de petites cellules serrées les unes contre les autres.

Les *organes génitaux* ont, de leur côté, poursuivi leur développement. La dissociation des extrémités des testicules en groupes mûrifomes de spermatogonies qui tombent dans le coelome, puis vont se loger dans les vésicules séminales, est très intense. Les vésicules séminales sont bourrées d'éléments séminaux, cette fois à tous les stades de la spermato et de la spermiogénèse. Les spermatozoides mûrs sont déjà nombreux, et sont accumulés sur les pavillons génitaux mâles, qu'ils recouvrent d'une couche continue et serrée. Les modifications de l'épithélium de ces pavillons et des canaux déférents sont peu importantes. L'ovaire a poursuivi sa croissance, et renferme maintenant un assez grand nombre de très gros oocytes. Les pavillons génitaux femelles sont formés de cellules un peu plus grandes et pourvues d'une plus forte ciliature qu'au stade précédent. Enfin, les réceptacles ovariens, plus dévelop-

pés également, ont une cavité plus compliquée et irriguée par un grand nombre de gros vaisseaux logés pour la plupart non dans la paroi mais dans la cavité de l'organe.

*
* *

Début de l'activité génitale. — Le début de l'activité génitale se manifeste par l'apparition du clitellum. Du 27^e (ou 28^e) au 33^e segment, la peau *dorsale* prend un aspect chagriné (Pl. IV, fig. 14, *Cl.*), et les sillons intersegmentaires commencent à s'atténuer. Sur une coupe, on voit que l'épithélium cutané, dans cette région, est déjà fortement épaissi. Au-dessous d'une couche qui rappelle encore la peau normale sont disposées plusieurs épaisseurs de petites cellules, dont quelques-unes commencent à manifester les premiers signes d'une différenciation glandulaire.

Les organes glandulaires cutanés de la face *ventrale* avaient atteint dès le stade précédent leur maximum de développement. Ils conserveront sensiblement le même aspect jusqu'à la fin de l'activité génitale.

Les *organes génitaux* ont légèrement poursuivi leur développement, sans changer de caractère. L'épithélium vibratile des pavillons génitaux mâles et femelles (Pl. VII, fig. 57 et 59) et des canaux déférents est formé de cellules plus grandes, à cytoplasme plus abondant. Les vésicules séminales sont très grosses, bourrées d'éléments séminaux à tous les stades de leur évolution. Les spermathèques, dont l'évolution jusqu'à présent ne présentait aucun aspect remarquable, sont tapissées intérieurement par un épithélium très régulier de cellules cylindriques très hautes et très étroites, toutes semblables et sans différenciation glandulaire.

Maximum de l'activité génitale. — A mesure que l'activité génitale progresse, la peau dorsale et latérale, du 27^e (ou 28^e) au 33^e segment se modifie. Elle devient de plus en plus chagrinée, en même temps que les sillons intersegmentaires disparaissent complètement. Puis, elle se gonfle et finit par former une ceinture saillante (voir la plupart des photographies des planches IV et VI), ou plutôt une espèce de selle qui entoure

les parties dorsale et latérales du corps, jusqu'aux tubercules de la puberté. C'est le *clitellum*.

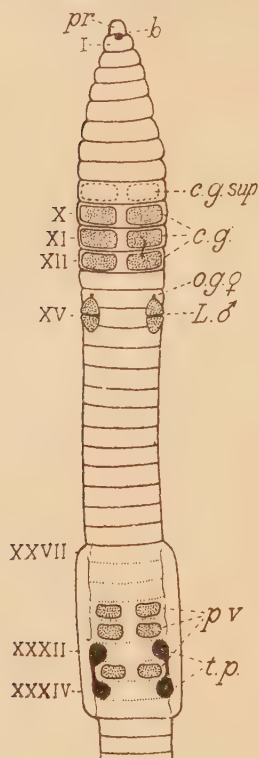


Fig. 8. — Schéma de la partie antérieure d'*Allolobophora terrestris*, Sav. en pleine activité génitale (caractères sexuels somatiques développés), vu ventralement. *pr.*, prostomium ; *b*, bouche ; *c. g.*, coussinets glandulaires cutanés de la région génitale ; *c. g. sup.*, coussinets glandulaires supplémentaires (inconstants) ; *o. g. ♀*, orifice génital femelle ; *L. ♂*, lèvres glandulaires de l'orifice génital mâle ; *p. v.*, papilles clitellaires ventrales ; *t. p.*, tubercules de la puberté. Les segments sont numérotés en chiffres romains.

Ventralement, la région clitellaire est occupée par les papilles glandulaires ventrales, toujours à leur maximum (fig. 8). La saillie du clitellum est déterminée par un énorme développement de cellules glandulaires sous-jacentes à la peau, et qui dérivent de la couche sous-cutanée de petites cellules qui était apparue à la puberté. L'étude histologique et cytologique détaillée du clitellum sera exposée dans un autre mémoire.

Fin de l'activité génitale. —

Les glandes génitales et les caractères sexuels somatiques restent développés pendant une durée variable, généralement de l'ordre de 4 à 6 mois, puis survient une régression. La saillie du clitellum diminue, et l'organe prend un aspect crevassé, une couleur sale ; finalement, la peau clitellaire reprend une épaisseur normale analogue à celle des autres régions du dos ; les limites des segments réapparaissent, mais la région clitellaire prend une teinte particulière, plus foncée que celle des autres segments. En même temps que le clitellum, les lèvres glandulaires des orifices mâles régressent, puis cessent presque complètement d'être visibles. Par contre, la peau ventrale du 15^e segment se pigmente en brun.

Les tubercules de la puberté s'effacent peu à peu. Les cous-
sinets glandulaires de la région génitale, et les papilles clitel-
laires ventrales sont par contre encore assez développés, et
tranchent par leur couleur blanc-
jaune sur les parties voisines. Enfin,
ces organes s'estompent à leur tour,
mais très graduellement et lente-
ment.

Repos génital. — Au maximum de leur régression (*qui n'est pas toujours atteint*), les caractères sexuels somatiques ne sont plus reconnaissables qu'à des traces, mais ces traces sont visibles dans tous les cas. Les segments clitellaires ont, dorsalement, une teinte foncée, qui s'accroît d'année en année, devenant presque noire chez beaucoup de vieux individus. Ventralement, les bases des soies ventrales, dans les segments 30, 31 et 33 apparaissent comme autant de paires de points blancs sur un fond noirâtre. Il en est de même des bases des soies qui occupaient le centre des coussinets glandulaires de la région génitale, c'est-à-dire des soies ventrales des 10^e, 11^e et 12^e segments. Enfin, la partie médiane ventrale du 13^e segment est plus foncée que la partie segments (fig. 9).

L'ordre de régression des caractères sexuels somatiques est parfois, mais rarement, un peu différent de celui qui vient d'être décrit.

Il importe de savoir distinguer si un sujet qui présente des caractères sexuels somatiques ventraux un peu développés est

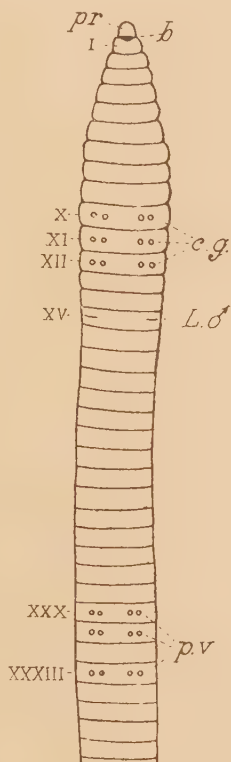


Fig. 9. — Schéma de la partie antérieure d'*Allolobophora terrestris*, Sav. adulte, en plein repos génital (caractères sexuels somatiques régressés), vu ventralement. Légende : comme fig. 8.

au début de leur développement ou pendant leur période de régression. Cela n'est pas toujours facile, mais en général, pendant le développement, les lèvres glandulaires des orifices génitaux mâles sont de taille moyenne, ou même grande, tandis que lors de la régression, ayant très vite diminué, elles sont très petites.

La durée du clitellum est donc beaucoup plus courte que celle des caractères sexuels somatiques ventraux. De plus, à la différence de ces derniers, il disparaît complètement lors de chaque repos sexuel et il n'en reste alors qu'une trace pigmentaire.

L'étude histologique montre que la régression des caractères sexuels somatiques est la résultante macroscopique de la régression des cellules glandulaires qui en constituent la partie essentielle. Le détail de ces phénomènes sera exposé dans le mémoire complémentaire que j'ai annoncé.

La régression des caractères sexuels somatiques est toujours accompagnée d'une régression des *organes génitaux*. La dissociation des bords des testicules s'arrête, puis les vésicules séminales se vident : les éléments séminaux qu'elles renferment, quel que soit le stade auquel ils sont parvenus, sont phagocytés, puis digérés, par des éléments spéciaux. Ce phénomène sera étudié ailleurs en détail. Les pavillons génitaux mâles, débarrassés des spermatozoïdes qui les recouvraient, diminuent de taille. Les cellules de l'épithélium vibratile qui les constituent deviennent de plus en plus petites, par suite d'une véritable fonte de leur cytoplasme (Pl. VII, fig. 61 et 62). Finalement, l'appareil génital mâle revient à un état analogue à celui qui précédait la puberté. Il en est de même de l'appareil génital femelle (Pl. VII, fig. 60).

Allolobophora terrestris, Sav., pouvant vivre pendant plusieurs années, traverse plusieurs cycles génitaux analogues à celui qui vient d'être décrit, généralement un par année, quelquefois plusieurs.

*
* *

Chez *Allolobophora longa*, Ude, l'évolution des caractères sexuels somatiques, et celle des glandes génitales, sont cal-

quées sur celles que je viens de décrire chez *A. terrestris*, Sav. Il n'y a guère entre les deux espèces, du point de vue anatomique, qu'une différence dans la disposition des caractères sexuels somatiques.

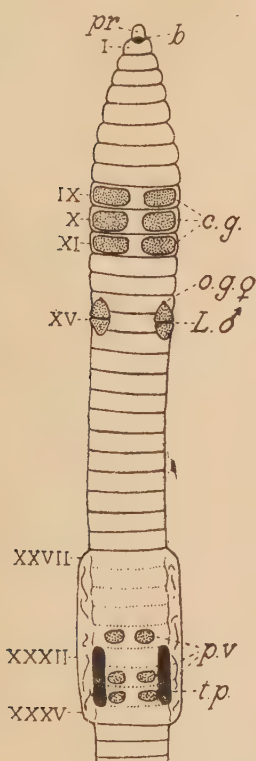


Fig. 10. — Schéma de la partie antérieure d'*Allolobophora longa*, Ude en pleine activité génitale (caractères sexuels somatiques développés), vu ventralement. Légende : comme fig. 8.

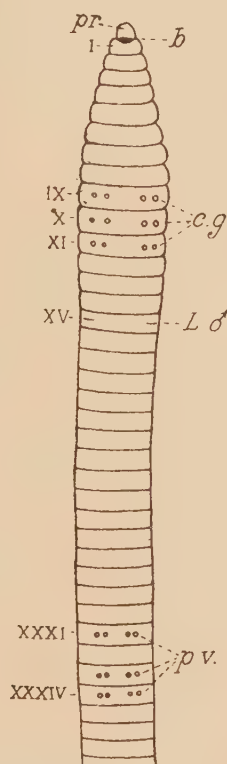


Fig. 11. — Schéma de la partie antérieure d'*Allolobophora longa*, Ude, adulte, au repos génital (caractères sexuels somatiques régressés), vu ventralement. Légende : comme fig. 8.

A. longa (fig. 10 et 11) possède 3 paires de coussinets glandulaires de la région génitale, situés dans les segments 9, 10 et 11, de sorte qu'entre ces organes et le 15^e segment (où se trouvent les lèvres glandulaires des orifices génitaux mâles), il y a 3 segments non modifiés, au lieu de 2 dans l'espèce voisine.

En outre, chez *A. longa*, il y a toujours 3 paires de papilles

clitellaires ventrales, situées dans les segments 31, 33 et 34. Mais il n'est pas rare de trouver des papilles supplémentaires en avant des précédentes, dans les segments 30, 29 ou même 28. Les papilles supplémentaires n'existent généralement que d'un seul côté, à droite ou à gauche. Enfin, les tubercules de la puberté constituent, chez cette espèce, de chaque côté de l'animal, une bande continue qui s'étend sur les segments 32, 33 et 34.

*
* *

Il ressort de cette étude anatomique sommaire (qui sera développée dans un mémoire spécial), qu'il y a des coïncidences remarquables entre l'évolution des organes génitaux et celle des caractères sexuels somatiques. L'évolution de ces derniers serait-elle conditionnée par celle des glandes génitales? On est tenté de le penser, d'après ce qui se passe chez les Vertébrés, où les caractères sexuels secondaires sont soumis à l'influence des gonades.

Il importe donc de castrer les animaux, pour voir si l'évolution des caractères sexuels somatiques sera modifiée. Nous allons longuement examiner ce point dans le prochain chapitre.

APPENDICE

La synonymie des grosses espèces du genre « *Allolobophora* ».

Je m'étais servi jusqu'à ces derniers temps pour la détermination de mes sujets, des deux ouvrages classiques de BEDDARD (1895) et de MICHAELSEN (1900). J'avais ainsi été conduit à appeler les deux grands *Allolobophora* que j'ai étudiés, respectivement *A. terrestris* (Savigny), et *A. caliginosa* (Savigny). Ce sont ces noms que j'ai donnés dans les notes préliminaires au présent Mémoire (AVEL, 1927 et 1928). Selon ROSA (1893), BEDDARD (1895) et MICHAELSEN (1900), *A. terrestris* (Savigny, 1826), est synonyme de *A. longa*, Ude, 1886. Les descriptions de cette espèce par les trois auteurs récents, et la description de Ude lui-même,

sont concordantes et m'avaient permis de reconnaître exactement l'une des espèces sur lesquelles j'expérimentais. J'avais donc nommé cette espèce *A. terrestris*, Sav. Au moment de publier le présent mémoire, je me suis reporté au travail original de SAVIGNY. J'ai pu ainsi me convaincre que ROSA, BEDDARD et MICHAELSEN ont fait erreur. Dans sa 1^{re} Tribu : Lombriciens à 2 paires de « glandes séminales » (ce sont les spermathèques) et 4 paires d'« ovaires » (ce sont les vésicules séminales), donc dans notre genre *Allolobophora*, on trouve la description suivante d'*Enterion terrestre* (devenu, par la suite, *A. terrestris*). Ceinture de 9 segments, « finissant avec le 33^e du corps » (donc allant du 27^e au 35^e segment). « La ceinture a, « de chaque côté, 2 pores (nos tubercules de la puberté) qui « correspondent chacun à un seul segment et qui, si l'on compte « celui qui les sépare, comprennent les trois pénultièmes ». C'est-à-dire que l'animal possède, de chaque côté, 2 tubercules de la puberté séparés et situés respectivement au 32^e et au 34^e segment. Cette description ne s'applique à aucun des *Allolobophora* décrits dans les ouvrages classiques, en particulier ne peut s'appliquer à *A. longa*, Ude dont les tubercules de la puberté forment toujours de chaque côté une bande continue, comprenant les 3 segments 32, 33, 34. Au contraire, cette description correspond exactement au plus grand des *Allolobophora* de la région parisienne, où SAVIGNY avait effectué son travail. J'avais appelé ce dernier Lombricien *A. caliginosa*, Savigny, car l'espèce *caliginosa*, cosmopolite et polymorphe, paraît mal connue (elle n'a pas porté moins de 23 noms successifs), et mon gros Lombricien paraissait n'en devoir constituer qu'une variété, non indiquée dans les traités classiques.

Je suis, on le voit, obligé de remanier ma nomenclature. Je discute ailleurs (Avel, 1929) en détail le redressement de synonymie auquel je suis contraint, et dont je fais état dans ce mémoire. *Allolobophora terrestris* (Savigny, 1826) et *A. longa* (ou *Helodrilus longus*), Ude, 1886, ne sont pas synonymes comme le prétendent les traités classiques. Les deux dénominations correspondent à deux lombriciens nettement différents (comme l'établissent les descriptions données dans ce chapitre), qui coexistent sans paraître se croiser aux environs de Paris, et dans les mêmes jardins.

L'espèce que j'appelais précédemment *A. terrestris*, Sav. est donc, en réalité, *A. longa*, Ude ; au contraire, celle que j'appelais (avec quelque doute) *A. caliginosa*, Sav., a bien été décrite : c'est le véritable *A. terrestris* (Savigny, 1826), qui peut atteindre une taille énorme, et ne semble pas avoir été trouvé ailleurs qu'aux environs de Paris.

CHAPITRE IV

EXPÉRIENCES DE CASTRATION

I. — Historique.

Le premier auteur qui ait réalisé la castration chez les Lombriciens est JOEST (1897). Au cours d'un très bel ensemble de recherches sur la greffe chez les Lombriciens, JOEST a eu l'idée d'enlever les segments 9 à 15, où se trouvent toutes les glandes génitales, puis de resouder les parties restantes. Il désirait savoir si les glandes génitales seraient régénérées. Je résume ici la technique de JOEST, car elle est, avant la mienne que je décrirai plus loin, la seule méthode opératoire publiée relativement aux Lombriciens.

Technique de Joest.

Avant toutes les opérations qui comportent une lésion du tube digestif, on commence par vider l'intestin des sujets. Pour cela les lombrics, tirés de la terre et lavés, sont conservés dans un récipient quelconque sur du papier filtre mouillé. Ils consomment abondamment cette substance qui, roulée en boulettes dans le gésier, nettoie l'intestin en en poussant devant elle le contenu. Avant les opérations les plus délicates, comme les castrations, on met ensuite les animaux sur des chiffons mouillés où leur tube digestif finit de se vider.

Les animaux ainsi préparés sont anesthésiés par immersion dans de l'eau de source saturée de chloroforme très pur. Dans ce liquide ils commencent par s'agiter violemment puis, après 1 minute à 1 minute $1/2$, ils deviennent complètement immobiles. Après 1 minute $1/2$ à 2 minutes, la contracture des muscles se relâche et les animaux, qui s'étaient fortement enroulés, se déroulent. C'est à ce moment qu'on peut les opérer. Dans le cas des castrations, on a intérêt à raccourcir le temps de

séjour dans l'anesthésique ou même à ne pas anesthésier les sujets, pour que le morceau de tête, composé seulement de 8 à 9 segments, conserve toute sa vitalité.

L'opération elle-même est conduite de la manière suivante : les animaux anesthésiés sont déposés sur une plaque de verre recouverte d'une feuille de papier filtre mouillé. Les segments à enlever sont détachés avec des ciseaux fins, puis les parties à souder mises au contact et unies par 4 points de suture à la soie. Lorsqu'on désire assurer une coaptation parfaite des parties, on emploie une suture spéciale dite « enlacée » (*umschlungene Naht*). On enfonce une aiguille d'argent (faite d'un fil mince)

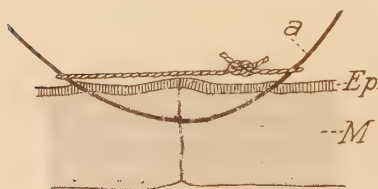


Fig. 12. — Schéma de la suture « enlacée » employée par Joest. *a*, aiguille d'argent; *Ep*, Epiderme; *M*, musculature de la paroi du corps.

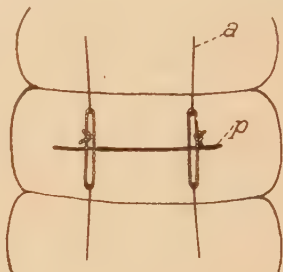


Fig. 13. — Schéma de la fermeture d'une plaie par deux sutures « enlacées » *a*, aiguille d'argent; *p*, plaie.

perpendiculairement aux bords des sections, et on passe autour des extrémités libres de l'aiguille un fil de soie qu'on serre jusqu'à affrontement parfait des deux plaies, puis qu'on noue (fig. 12 et 13). De cette manière on obtient un raccord parfait.

Les animaux opérés sont conservés dans des verres à boire cylindriques garnis de papier filtre mouillé d'eau de source et fermés par un couvercle de verre joignant assez peu pour que l'air puisse entrer. Dans les cas difficiles comme les castrations, où le tube digestif doit rester complètement vide et où les aiguilles des sutures ne doivent s'accrocher nulle part, les opérés sont conservés dans une « chambre humide ». Cette dernière est constituée par un verre à boire dont le fond n'est garni que d'une très petite quantité d'eau. Lorsque l'animal y est déposé, après l'opération, on colle en croix près du bord supérieur deux petites baguettes de bois, et, entre ces baguet-

tes et le couvercle, on dispose plusieurs couches de papier filtre bien mouillé. De telles chambres humides doivent être nettoyées avec soin tous les jours jusqu'à ce que l'opéré soit guéri.

Au bout de 3 à 4 semaines, plus tard s'il le faut, les verres sont emplis de terreau dans lequel les animaux creusent des galeries. « Des substances nutritives, déclare JOEST (p. 430), ne paraissent pas très utiles, toutefois je déposais le plus souvent à la surface de la terre quelques feuilles déchirées fraîches ou flétries qui étaient bientôt en partie tirées par les vers dans leurs trous et entamées ». Il est nécessaire de maintenir le terreau humide.

De cette manière des vers ont été conservés plusieurs années. Tous les 2 à 3 mois, en hiver à des intervalles encore plus éloignés, la terre doit être renouvelée.

Résultats obtenus par Joest.

Malgré sa longue pratique de la greffe chez les Lombriciens (il a opéré au total plus de 1.200 sujets) JOEST n'a obtenu dans ses expériences de castration, qu'un nombre très restreint de réussites. Le succès d'une greffe n'est évidemment possible que si le greffon est capable d'une vie autonome jusqu'à sa prise sur le porte-greffe. Or dans les expériences de castration, si le porte-greffe (totalité du ver sauf les 13 premiers segments) est capable d'une très longue survie, le greffon (les 8 premiers segments) meurt au bout de 2 à 4 jours s'il est conservé seul, et n'a généralement pas une vie beaucoup plus longue s'il est lié par des points de suture au reste du corps : il meurt avant de se greffer. Ce n'est que dans un petit nombre de cas que la prise de la greffe a lieu avant la mort du greffon. JOEST, qui avait une longue expérience des différentes espèces de Lombriciens, du point de vue de leur résistance aux traumatismes et de leur aptitude à se greffer, avait arrêté son choix sur *Allolobophora longa*, Ude, jeune. Après « s'être donné beaucoup de peine », sur 45 opérés, il a finalement obtenu 4 animaux castrés et en bon état, qu'il a conservés respectivement : le n° 190 plus de 10 mois ; le n° 204 (2 animaux) plus de 9 mois ; le n° 205 7 mois et 6 jours. Bien qu'ils fussent actifs et en bon état les castrats avaient un tube digestif complètement vide. *A partir de l'opé-*

ration ils ont refusé toute nourriture, ce qui n'arrivait pas dans le cas de greffes après ablation d'un petit nombre de segments situés en arrière de la région génitale, par exemple après ablation du clitellum. JOEST pense donc, mais sans l'avoir vérifié, que la soudure des deux parties du tube digestif, qui s'effectue en général très bien, ne se fait pas dans le cas des castrations.

Le ver n° 190 avait au moment de l'opération (7 juillet 1896) un clitellum « faiblement développé », qui disparut au cours des deux mois suivants et ne réapparut pas. Les trois autres sujets ne possédaient pas encore de clitellum lorsqu'ils furent castrés, et ils en restèrent dépourvus par la suite.

JOEST considère comme évident *a priori* que « le développement du clitellum, à cause de sa fonction d'organe d'accouplement, doit être étroitement lié au développement des organes génitaux » (*loc. cit.*, p. 470). La disparition du clitellum déjà ébauché chez le sujet n° 190, sa non apparition dans les autres cas, lui paraissent donc « spécialement significatives ». Il les interprète comme la preuve « à peu près certaine » qu'en dix mois il n'y a pas eu régénération des organes génitaux. La relation directe entre les glandes génitales et le clitellum, que JOEST postulait, n'existe pas comme je le montrerai plus loin, et la conclusion qu'en tire cet auteur est désormais sans fondement; je montrerai pourtant que, comme il le pensait, les organes génitaux complètement enlevés ne régénèrent pas.

Les expériences de JOEST auraient pu s'interpréter de la manière suivante, qui paraît plus naturelle que la précédente. Chez les castrats le clitellum régresse, ou n'apparaît pas, suivant que l'on opère sur des adultes ou des jeunes : il est donc sous la dépendance des organes génitaux. Conclusion fautive d'ailleurs, bien qu'elle soit logique en apparence, car, comme je le montrerai aussi, le facteur qui agit sur le clitellum est d'ordre nutritif et non génital, et le résultat constaté par JOEST n'était qu'une conséquence de l'inanition.

Expériences de Harms (1912, b).

Treize ans après JOEST (1909) dans le même laboratoire (Institut zoologique de l'université de Marbourg) W. HARMS se pose le problème de savoir « si le clitellum est un caractère sexuel

secondaire mâle ou femelle ». Il conçoit les expériences suivantes :

1° Ablation des segments génitaux mâles donnant des individus désormais femelles.

2° Ablation des segments génitaux femelles fournissant des individus désormais mâles.

3° Ablation de la totalité des segments génitaux, donnant des castrats.

Dans un mémoire relatif à un autre sujet, HARMS consacre deux pages (une communication préliminaire, dit-il) au compte rendu de ses expériences sur les « relations du clitellum et des glandes génitales ♂ et ♀ ». Je traduis ici *in extenso* et littéralement ses protocoles d'expériences (1912, *b*, p. 105).

No VII. *Lumbricus terrestris*. A subi le 29 avril 1909 l'ablation des segments génitaux mâles. La tête est recousue [au reste du corps]. La guérison s'effectue bien en 6 à 8 jours. Le 27 mai l'animal peut être à nouveau mis dans la terre, car il mangeait déjà du papier filtre, ce que l'on reconnaissait à ses boules d'excréments. La lumière intestinale n'était donc pas obstruée comme il arrive quelquefois.

L'animal se noie le 26 juillet 1909. Il a donc vécu 3 mois après l'opération. Déjà quelque 14 jours après cette dernière, le clitellum avait presque complètement disparu, et, à la mort de l'animal, il n'était plus qu'à peine perceptible.

No VIII. Même espèce, mais cet animal a été complètement castré. Jusqu'à la mort de l'animal, après 3 mois, il n'est pas apparu trace de clitellum.

No X. *Helodrilus longus*, Ude (= *Allolobophora longa*, Ude), castré ♀ le 28 juin 1909. L'animal peut-être remis sur la terre le 30 juin, mais la blessure se rouvre le 1^{er} juillet, vraisemblablement par suite d'une trop grande charge de l'intestin en substances alimentaires. Le clitellum était bien conservé.

No Xa. *Lumbricus terrestris*, castré ♀ en juin 1910. L'animal vécut jusqu'à octobre de la même année et prospéra fort bien. Le clitellum était fort bien marqué et ne se distinguait par rien de celui d'un animal normal.

« Quelques recherches analogues à celles du protocole précédent ont été poursuivies au cours du dernier été (1911) sur *Helodrilus longus*. Jusqu'à présent [le travail a été rédigé en octobre 1911], les animaux ont été conservés 3 mois après leur opération et, relativement au développement du clitellum, ils confirment les données précédentes ».

Ces expériences ont dû être poursuivies sans faire l'objet de publication, car, dans son livre récent : *Körper und Keimzellen* (1926), HARMS affirme avoir « conservé plusieurs animaux privés des segments génitaux mâles pendant un an après l'opération ».

« Malgré une bonne nutrition, ajoute-t-il, le clitellum ne se

manifesta pas ». D'après le contexte, il semble qu'il s'agisse de *Lumbricus terrestris*, mais l'auteur ne le précise pas.

Dans aucune des deux publications mentionnées HARMS ne rappelle les recherches analogues de JOEST, qu'il n'a pu ignorer puisqu'elles ont été effectuées dans le même laboratoire, et avec la technique de JOEST. Or, il existe entre les résultats des deux séries d'expériences des divergences telles qu'on peut s'étonner à bon droit du silence de HARMS. Je discuterai plus loin les expériences de ce dernier auteur ; je me borne à ajouter ici qu'il en tirait les conclusions suivantes, qui en découlaient logiquement : le clitellum, subsistant après ablation des ovaires et disparaissant après ablation des glandes génitales mâles, doit être considéré comme un caractère sexuel secondaire mâle, placé sous la dépendance des testicules.

Expériences personnelles avec la méthode de Joest.

Au commencement de mes recherches, j'ignorais les travaux de HARMS, mais je connaissais ceux de JOEST. Le plan de mon travail comportait d'abord une répétition des expériences de castration totale de ce dernier auteur, mais sur une plus grande échelle. J'ai employé exactement la méthode opératoire de JOEST. J'ai utilisé surtout de jeunes *Allolobophora* appartenant à l'une des deux grandes espèces *terrestris* ou *longa* mais encore dépourvues de leurs caractères spécifiques externes. J'ai utilisé aussi quelques adultes de ces espèces, et quelques jeunes *Lumbricus terrestris*. J'ai pris soin, comme JOEST, de ne pas anesthésier les animaux. La vitalité assez faible des 8 premiers segments était ainsi conservée intacte, mais les opérations devenaient très difficiles à cause des mouvements désordonnés des sujets. Après m'être, comme JOEST, donné beaucoup de peine, j'ai obtenu 14 castrats sur 100 animaux opérés. J'ai constaté, comme lui, que ce type d'opérations est généralement voué à l'insuccès par suite de la mort rapide des 8 premiers segments. Les réussites paraissent dues non pas à une meilleure exécution des points de suture, mais à la vitalité plus grande de quelques individus, qui ne sont pas toujours les plus jeunes. Parmi les 14 sujets sauvés, les très jeunes étaient même en minorité. Tous les *Lumbricus terrestris* opérés sont morts.

Dans les cas heureux, la soudure de la paroi du corps est suffisante après 8 à 10 jours pour que les points de suture puissent être enlevés s'ils ne sont pas tombés d'eux-mêmes. Si l'on touche la tête, elle remue faiblement, mais le reste du corps demeure immobile, preuve qu'il n'y a pas encore de communication nerveuse importante entre le greffon et le porte-greffe. La soudure de la chaîne nerveuse s'effectue au bout de trois semaines environ. A partir de ce moment, si l'on pince la tête, la totalité de l'animal réagit immédiatement par une secousse. Au bout d'un mois, la soudure des deux parties est si parfaite que la mutilation n'est plus perceptible qu'à une observation précise : on remarque alors une discontinuité brusque entre le 8^e segment, très large, à contours bombés, et le 9^e (qui est en réalité le 13^e), plus court, à contours droits comme tous ceux qui suivent. L'animal, placé sur la terre, se comporte absolument comme un ver normal : il se creuse rapidement une galerie dans laquelle il s'enfonce. Lorsqu'il chemine, les vagues de contraction des muscles courent régulièrement d'avant en arrière, sans que rien de particulier survienne dans la zone de soudure.

Après guérison, ces opérés avaient été mis sur des pots à fleurs garnis de terreau et couverts de grands carreaux de faïence. Ma technique d'élevage n'étant pas encore au point, plusieurs vers se sont enfuis, les autres sont morts au bout de 3 à 4 mois, sauf deux que j'ai conservés de janvier à fin mai 1926, soit environ 5 mois. Bien qu'ils fussent fréquemment observés, je n'ai jamais pu apercevoir trace de nourriture dans leur tube digestif, et tous les opérés qui ne s'étaient pas enfuis ont fini par mourir d'épuisement. Une si longue survie à l'inanition absolue, après une très grave opération qui comportait l'ablation de tous les cœurs et la perte d'une énorme quantité de sang, est même étonnante.

Il est évident que des animaux si affaiblis ne peuvent fournir aucune indication valable sur le problème qui nous intéresse ici. J'aurais probablement passé sous silence la répétition des expériences de JOEST si le premier travail de HARMS (1912 *b*), ne m'était tombé sous les yeux.

Mes expériences d'ablation des segments génitaux, effectués sur 100 sujets, confirment absolument celles de JOEST : même

difficulté de réussite, même refus des opérés à s'alimenter. Dans son dernier ouvrage, HARMS n'indique pas combien d'animaux il a opéré, combien il a obtenu de réussites. On aimerait connaître en détail l'histoire des castrats conservés « plus d'un an ». En effet, on lit dans le travail de 1911 (paru en 1912), p. 103, ligne 10 : « De tels castrats totaux ont été conservés *presque une demi-année* », et, lorsqu'on se reporte au compte-rendu des expériences que j'ai traduit plus haut *in extenso*, on s'y convainc qu'aucun animal n'a été conservé sensiblement plus de 3 mois. L'auteur affirme de même (p. 103, ligne 11) qu'« ils prospéraient et mangeaient remarquablement bien ». Leur mort après un temps si court est alors tout à fait surprenante, car *Lumbricus terrestris* et *Helodrilus longus* ont une très longue vie (qui peut atteindre 10 ans). On désirerait la preuve, fournie par des pesées, que les individus « conservés plus d'un an » et dont « l'alimentation était bonne », avaient bien *augmenté de poids* pendant cette période, sinon cette série d'expériences se trouve faussée.

Comment accueillir sans quelque scepticisme les résultats d'un travail qui présente tant de données surprenantes et si peu de garanties ?

II. — Recherches personnelles.

PLAN DES RECHERCHES

Toutes les expériences qui viennent d'être décrites et discutées comportent, outre l'ablation des glandes génitales, de graves traumatismes du système circulatoire et du tube digestif. Les cœurs, situés presque tous dans les segments génitaux, sont en grande partie enlevés. La glande de MORREX est supprimée et, de l'œsophage, le tube digestif passe directement au jabot. Sauf peut-être chez quelques sujets opérés par HARMS, et trop insuffisamment connus, à tous ces traumatismes s'ajoute l'ina-

nutrition. Des expériences ainsi conduites sont donc entachées de telles causes d'erreurs qu'elles ne peuvent suffire à résoudre le problème des relations entre les glandes génitales et le clitellum. Aussi, dès le milieu de février 1926, ai-je décidé de leur

substituer des opérations moins brutales, comportant uniquement l'ablation des glandes génitales, avec un minimum de traumatisme aux autres organes.

Les concordances d'évolution constantes entre glandes génitales et caractères sexuels secondaires m'avaient conduit à admettre *a priori* entre ces organes des relations directes. Le problème me paraissait être seulement de déterminer de quelle catégorie de glandes génitales dépendait le clitellum. Comme, d'autre part, les opérations s'annonçaient très difficiles à cause de la petitesse extrême et de la complication des organes génitaux, j'avais conçu une série d'expériences que j'énumère dans l'ordre de difficulté croissante, qui fut aussi l'ordre d'exécution.

1° Ablation des ovaires : série *M*.

2° Ablation des testicules : série *F*.

3° Ablation des vésicules séminales : série *V*.

4° Ablation de tout l'appareil génital mâle (testicules et vésicules séminales) : série *O*, où les ovaires subsistent seuls.

5° Ablation des vésicules séminales et des ovaires : série *T*, où les testicules subsistent seuls.

6° Ablation des testicules et des ovaires : série *S*, où les vésicules séminales subsistent seules.

7° Castration totale : ablation de toutes les glandes génitales et de toutes leurs annexes directes (vésicules séminales et réceptacles ovariens) : série *C*.

Ainsi se trouvaient réalisées toutes les combinaisons possibles entre les organes susceptibles de tenir sous leur dépendance les caractères sexuels. Ce programme fut exécuté à l'échelle suivante :

série <i>M</i>	90	sujets
série <i>F</i>	72	—
série <i>V</i>	50	—
série <i>O</i>	35	—
série <i>T</i>	17	—
série <i>S</i>	16	—
série <i>C</i>	117	—
soit au total	397	sujets

Toute l'année 1926 fut consacrée à ces expériences. A ma grande surprise, aucune des castrations partielles n'eut d'in-

fluence sur les caractères sexuels somatiques, et mon étonnement atteignit à son comble lorsque, au début de 1927, je constatai que le cycle de développement des caractères sexuels somatiques subsistait sans modification même après les castrations totales. Pour la solution du problème que je m'étais posé, les castrations totales suffisaient donc, et les six premiers types d'opération étaient inutiles. Aussi, dans le présent compte-rendu de mes expériences, ferai-je état d'abord des castrations totales. Les castrations partielles, qui m'ont permis d'éclaircir certains points encore obscurs de la physiologie des glandes génitales des Lombriciens, et dont l'ensemble constitue d'ailleurs une confirmation des castrations totales, seront exposées, expériences et résultats, dans une annexe du présent chapitre.

A. CASTRATIONS TOTALES

Technique.

Pour de multiples raisons : abondance du matériel, grande taille et robustesse des sujets, indépendance des différentes vésicules séminales entre elles, netteté du cycle de développement et de régression des caractères sexuels somatiques, je me suis adressé pour toutes les expériences de castration à *Allolobophora terrestris* (Savigny, 1826), Avel 1929 (non *A. terrestris* auct., nec *A. longa*, Ude) et à *Allolobophora longa*, Ude (1886) (= *Helodrilus longus*, Ude, = *A. terrestris*, auct.). A peu près tous mes sujets provenaient du grand jardin de l'Ecole Normale d'Instituteurs de Melun, où ils abondent, alors que *Lumbricus terrestris*, L. (= *L. herculeus*, Sav.), espèce très différente des précédentes, y est peu fréquent.

Les animaux à opérer étaient toujours choisis bien turgescents, prompts à répondre aux pincements par de vigoureuses contorsions, exempts de blessures, présentant ainsi les apparences d'une belle vitalité.

Il est utile, mais non indispensable, de les laisser quelques jours sur du papier filtre humide, puis sur des chiffons, où ils videront au moins en grande partie leur tube digestif. Il faut, par contre, éviter un séjour trop prolongé dans les récipients de jeûne, où les animaux s'affaiblissent.

Les opérations sont délicates et fatigantes. Elles devront donc être faites par séries peu importantes.

Avant d'être opérés, les sujets sont toujours examinés attentivement. Sur un cahier spécial, réservé uniquement aux opérations, une demi-page est consacrée à chaque sujet, et, dans un ordre invariable, je note pour tous : la nature et la durée de l'anesthésie ; l'état des caractères sexuels somatiques (clitellum, parties dorsale et ventrale ; lèvres des orifices mâles ; coussinets glandulaires de la région génitale) ; puis, immédiatement après l'opération, l'état des glandes génitales et la marche de l'opération. L'état des caractères sexuels somatiques est en outre schématisé pour chaque animal sur un croquis d'un type uniforme. Chaque sujet est pourvu d'un numéro, sous lequel est notée la date de l'opération.

Anesthésie. — Les animaux à opérer ont toujours été anesthésiés. J'ai généralement utilisé une solution d'éther sulfurique pur à 4 0/0 en volume dans l'eau de source. La durée du séjour dans ce liquide doit être d'environ 20 minutes. Dans quelques cas j'ai utilisé le chloroforme. Je me servais d'une solution de chloroforme *très pur et frais* à 2,5 0/00 (deux et demie pour mille) en volume dans l'eau de source. Une anesthésie suffisante est obtenue par immersion des vers dans ce liquide pendant 2 minutes à 2 minutes 1/2 au maximum.

Dans les deux cas, les vers commencent à se réveiller après un quart d'heure environ, c'est-à-dire avant la fin de l'opération qui dure en moyenne 25 minutes ; mais ils n'effectuent que des mouvements assez lents.

J'ai naturellement cherché à obtenir une anesthésie assez profonde pour durer une demi-heure et permettre de conduire les opérations entières sur des animaux immobiles. Je n'y suis pas parvenu. J'ai essayé des solutions d'éther et de chloroforme de concentrations variables. Jamais je n'ai pu obtenir une anesthésie qui dure, sur un animal qu'on opère, plus d'un quart d'heure, sans compromettre sa vitalité. Après les anesthésies prolongées, la mort est presque inévitable. Elle peut, d'ailleurs, ne survenir qu'au bout d'un temps assez long. J'ai essayé aussi des solutions de chlorétone à 1 0/00 et de cocaïne à 1 0/0. Dans ces liquides, l'anesthésie ne s'obtient qu'après un

temps extrêmement long (qui peut atteindre une heure), et les sujets, après un réveil et un rétablissement apparents, finissent en général par mourir. J'ai enfin injecté à quelques animaux des solutions de cocaïne à 1 0/0 dans l'eau physiologique à doses considérables sans obtenir d'autre résultat qu'une très légère torpeur.

Il est évident, d'après ce qui précède, que le problème d'une anesthésie très durable et inoffensive chez les Lombriciens n'est pas résolu. On se heurte d'une part à une grande résistance des animaux à l'effet anesthésique, d'autre part à une grande sensibilité à l'effet toxique.

Les deux solutions que j'ai indiquées, et qui n'ont qu'un caractère provisoire, m'ont néanmoins permis, à condition de ne pas ménager la patience, d'effectuer dans de bonnes conditions des opérations très délicates.

Les deux espèces *longa* et *terrestris* du genre *Allolobophora* présentent chacune vis-à-vis de l'éther et du chloroforme des réactions inverses et qui, pour un même liquide, sont l'inverse l'une de l'autre. La solution d'éther produit sur *A. terrestris* une contracture de tous les muscles qui ne cesse, si on laisse l'animal dans l'anesthésique, qu'après un temps très long. Dans le même liquide, les muscles d'*A. longa*, après une courte période de contracture, se relâchent au contraire très vite. L'inverse se produit dans la solution de chloroforme. Comme on a intérêt à pratiquer les opérations sur des animaux dont les muscles soient détendus, il est donc commode d'employer *l'éther pour A. longa* et *le chloroforme pour A. terrestris*.

J'insiste sur la nécessité absolue d'employer des anesthésiques aussi purs que possible. On aura donc intérêt à en acheter une quantité faible à la fois et à la conserver à la glacière ou, au moins, dans un endroit frais. L'éther, qu'on emploie en assez grande quantité, pourra même être conservé en tubes scellés contenant chacun seulement la quantité nécessaire pour une journée d'opérations. Les anesthésiques altérés, surtout le chloroforme, même très dilués, sont très toxiques. En outre, ils attaquent immédiatement la peau des vers, décollent par places la cuticule, et produisent des phlyctènes qui s'étendent, suppurent et entraînent la mort.

L'effet toxique ou corrosif des anesthésiques est très atténué

si on les fait agir à une température basse. J'effectue donc l'anesthésie dans des pots en verre, d'une contenance d'un demi-litre environ, munis d'un couvercle, et qui sont immergés jusqu'à mi-hauteur dans un cristalliseur où coule continuellement un filet d'eau froide.

Tirés de l'anesthésique, les sujets sont lavés à l'eau de source et débarrassés avec soin du mucus gluant et chargé d'éther (ou de chloroforme) qui les enveloppe. Ils sont alors portés sur la table d'opération, où tous les instruments nécessaires sont prêts à l'emploi.

Instruments. — Le nombre des instruments indispensables est assez restreint.

Un galvanocautère petit modèle, avec pointe très fine (en fil de platine iridié de 0 mm. 2 de calibre), réglable de telle façon que l'extrémité puisse être portée au rouge sombre sur une longueur d'une fraction de millimètre seulement.

Une paire de ciseaux à ressorts aussi fins que possible. Les modèles dits de MAC DOWELL ou de WECKER se trouvent couramment dans le commerce. Ils ne sont pas utilisables tels que les livre le constructeur.

Il est indispensable d'aiguiser les pointes de façon qu'elles soient très aiguës, très rigides, et joignent parfaitement. Dans ce but, chaque lame est retaillée en plusieurs fois, toujours du côté opposé au tranchant qu'on se

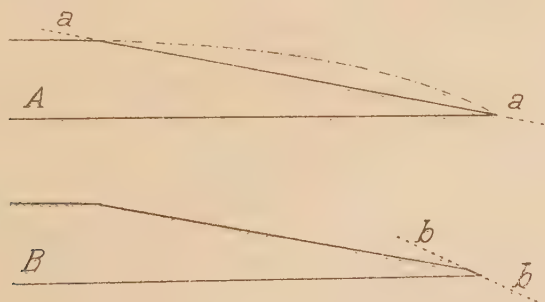


Fig. 14. — Les deux temps A et B de la taille des pointes de ciseaux.
Explications dans le texte,

gardera bien de toucher. La première opération consiste à effiler les extrémités (fig. 14, A) pour obtenir des lames fines. Mais l'extrême pointe serait alors trop souple et trop fragile. Dans la seconde opération je tronque obliquement cette pointe sur une longueur d'une fraction de millimètre, pour

obtenir le profil camus que représente la figure 14, *B*, et qui permet de concilier une grande acuité avec une rigidité suffisante. Ces deux opérations sont effectuées d'abord sur le dos de chaque lame comme le représentent les figures, puis sur le côté opposé à celui par lequel les lames s'affrontent, de façon à donner à l'extrémité des lames une conformation de polyèdre très aigu terminé brusquement par un minuscule polyèdre assez obtus. On donne aux deux lames exactement la même longueur, de façon que l'extrême pointe des ciseaux soit utilisable. Ces opérations délicates sont exécutées sur une pierre à aiguiser à grain très fin. On en suit la marche sous un microscope binoculaire.

Trois paires de pinces sont nécessaires. Une paire de grosses pinces d'un modèle quelconque, pour manipuler les animaux, qui ne sont jamais touchés avec les mains pendant l'opération. Une paire de pinces fines d'un modèle très simple : pinces d'horloger pointues. La pointe est retaillée suivant les mêmes principes que celle des ciseaux. Les mors sont lisses. Une paire de très petites pinces à griffes, coudées à angle droit, et munies d'un anneau d'acier qui peut glisser des pointes vers la partie moyenne plus large et les maintenir serrées sans le secours des mains.

Les instruments sont entretenus constamment très propres. Les ciseaux sont, avant et entre chaque opération, essuyés sur des tampons de coton mouillé stérilisé, puis plongés pendant quelques minutes dans un petit bocal d'alcool à 95° et séchés. Les pinces sont traitées de la même façon, mais au sortir de l'alcool à 95° et sans être séchées, elles sont passées rapidement dans la flamme d'un bec Bunsen.

Les opérations sont effectuées à un grossissement de 10 diamètres, sous un microscope binoculaire de GREENOUGH muni de grands appuie-bras. Le champ opératoire est éclairé par une lampe de bureau à abat-jour en cloche, munie d'une ampoule électrique en verre opale de 50 bougies. La lampe est placée assez haut pour que l'échauffement de l'opéré soit insignifiant.

Tout ce matériel est disposé sur une grande table, couverte de carreaux de faïence, qui est soigneusement lavée avant chaque série d'opérations, d'abord à l'eau, puis avec un peu de liqueur de Labarraque.

Marche de l'opération. — Pendant qu'un animal s'anesthésie, je dispose sur la platine du microscope une plaque de verre recouverte d'une feuille de papier-filtre stérilisée et mouillée,

et deux petites plaques de coton mouillé stérilisé (dont il est facile de préparer des pots entiers, un pot suffisant pour une série d'opérations). L'animal anesthésié et lavé est déposé sur la plaque de verre. Désormais il ne sera plus touché avec les mains, toutes les manipulations seront effectuées avec des pinces. Avec les grosses pinces je le couche sur la face dorsale, allongé parallèlement au plan frontal de l'opérateur, la tête vers la gauche de ce dernier, le 11^e segment au centre du champ du microscope. Puis je recouvre toute la partie postérieure avec une plaque de coton mouillé et la tête avec l'autre plaque, pour éviter la dessiccation. Dès ce moment, l'opération est suivie au microscope.

Avec les ciseaux, je pratique alors au milieu du 11^e segment une ouverture transversale. Il est indispensable que les bords de cette boutonnière soient nets, non déchiquetés. Aussi ne faut-il donner qu'un très petit nombre de coups de ciseaux. Le premier, au milieu, doit trancher toute l'épaisseur de la paroi du corps et arriver jusqu'à la chaîne nerveuse sans l'entamer. De chaque côté, en ayant soin de ne pas pénétrer dans la profondeur, on donne ensuite un ou deux coups de ciseaux qui doivent couper à la fois peau et muscles, jusqu'à ce que l'ouverture atteigne presque les soies latérales. Je saisis alors chaque lèvres de la blessure, en son milieu, dans les griffes d'une pince coudée, qui est ensuite maintenue fermée au moyen de son anneau. Les deux pinces sont enfin rabattues obliquement l'une vers l'avant, l'autre vers l'arrière de l'animal, et maintiennent ainsi l'ouverture béante.

Si l'incision de la paroi du corps a été bien nette on aperçoit alors, sur le dissépiment 10-11 un peu tendu vers l'avant, de chaque côté de la chaîne nerveuse, les deux testicules. Ce sont deux petites lames de tissus translucide, légèrement plissées. Une certaine habitude est nécessaire pour les reconnaître. Avec une des pinces pointues dans la main gauche, je soulève légèrement un des testicules pour m'assurer de sa situation exacte, puis je saisis la partie du dissépiment où le testicule s'insère. La pointe du cautère tenu dans la main droite et amenée au rouge sombre au millimètre terminal est alors utilisée comme un scalpel, au moyen duquel je découpe dans le dissépiment un morceau assez grand autour de la zone saisie

dans la pince. J'enlève alors le lambeau de dissépiment détaché, avec le testicule qu'il porte. Les testicules sont extrêmement fragiles. Je prends soin de n'en pas détacher de fragment, qui pourrait se greffer ailleurs. La pointe du cautère doit être juste assez chaude pour couper les chairs et on doit opérer rapidement pour ne pas produire de brûlures, en particulier à la chaîne nerveuse. Si le galvanocautère n'a pas percé le dissépiment, je finis d'y pratiquer une ouverture avec les ciseaux fins à l'endroit où s'insérerait le testicule. Je pénètre ainsi dans la cavité du 10^e segment. Le pavillon génital mâle collé sur la face antérieure du dissépiment 10-11, est alors visible. S'il est volumineux, je l'enlève, car il serait gênant. J'agrandis un peu la boutonnière dans le dissépiment vers le côté, et vers le dos. Je découvre alors la vésicule séminale 2, appendue au dissépiment mais située dans le 10^e segment. Cette vésicule séminale est reliée à un cœur et comme enveloppée par une mince membrane. Je fends cette membrane, je sépare la vésicule séminale et le cœur adjacent, puis, au moyen des ciseaux, j'enlève la vésicule séminale *avec le morceau de dissépiment sur lequel elle s'insère*. Ces opérations terminées d'un côté, je les répète de l'autre et dans le même ordre.

J'enlève ensuite les vésicules séminales 3, qui s'insèrent sur le même dissépiment 10-11, mais à sa face postérieure (elles sont donc situées dans le 11^e segment) et plus dorsalement que les vésicules séminales 2. Elles sont, en outre, beaucoup plus volumineuses que ces dernières et leur masse principale s'appuie sur la face dorsale du tube digestif, dont leur insertion est très rapprochée. Je commence par les tirer doucement vers la face ventrale, puis je pince le dissépiment autour de leur insertion et je découpe un large morceau de dissépiment autour des pinces, ce qui entraîne à la fois les vésicules séminales et leur base. Je pratique cette opération successivement des deux côtés.

Je passe ensuite au dissépiment 11-12, dont la face antérieure est tirée par une des deux pinces à griffes. Je perce ce dissépiment d'un côté, latéralement par rapport au pavillon génital du 11^e segment; je pénètre ainsi dans la cavité du 12^e segment, où sont logées les volumineuses vésicules séminales 4. Je cherche et je tire à moi doucement la vésicule sémi-

nale située du côté de la boutonnière ; je l'enlève avec un large morceau du dissépiment 11-12 découpé autour de son point d'insertion. J'enlève de même l'autre vésicule séminale 4.

Je détache les pinces à griffes et je rapproche les lèvres de l'ouverture pratiquée dans le 11^e segment, puis j'exécute une incision identique au milieu du 10^e segment. J'en fixe les lèvres par les pinces à griffes, et je procède exactement comme au 11^e segment pour enlever les deux testicules antérieurs, appendus au dissépiment 9-10, et les vésicules séminales 1, insérées à la face antérieure du même dissépiment et situées dans le 9^e segment. L'ablation des organes génitaux mâles est terminée. Je détache les pinces à griffes et je rapproche les lèvres de la plaie.

Je passe alors au 13^e segment. J'y pratique une ouverture comme aux segments 10 et 11, et j'aperçois les ovaires dans une position identique à celle des testicules. Je les enlève au cautère, comme ces derniers. Enfin, avec les ciseaux, je pratique, comme pour les vésicules séminales dont ils sont homologues, l'ablation des réceptacles ovariens, appendus au dissépiment 13-14 et situés dans le 14^e segment. Ces derniers organes sont faciles à reconnaître grâce à leur abondance en vaisseaux sanguins. La castration totale est ainsi effectuée.

Il importe, au cours de l'opération, d'éviter des lésions aux cœurs ou au vaisseau ventral, sinon il se produit des hémorragies abondantes et le sang masque les organes, qui deviennent très difficiles à trouver. Lorsque cet accident se produit, on peut étancher le sang au moyen de petits tampons du coton stérile mouillé qui recouvre l'opéré. Il est exceptionnel que les hémorragies mettent en danger la vie du sujet.

Fermeture des plaies. — Il est nécessaire de fermer les trois grandes boutonnières pratiquées dans les 10^e, 11^e et 13^e segments de telle manière que leurs bords joignent exactement et soient bien serrés l'un contre l'autre, car la peau de ces régions est très glandulaire et cicatrise assez mal. On ne peut songer à des sutures à la soie ou au catgut, car les aiguilles même les plus fines (pour suture de cornée) ont un calibre beaucoup trop fort. J'ai utilisé assez longtemps la suture « enlacée » décrite par JOEST, mais elle est encore un peu trop

volumineuse. Finalement, j'ai imaginé un point de suture que j'appellerai *en épingle de sûreté*, dérivé du précédent, et que j'emploie aujourd'hui pour tous les types d'opérations sur Lombriciens.

J'utilise pour ces sutures du fil d'argent pur du calibre de 0 mm. 15, qu'il faut faire fabriquer spécialement. Les fils de 0 mm. 2 ou de 0 mm. 4 se trouvent couramment dans le commerce, mais le premier est trop gros et trop rigide, le second beaucoup trop souple. Le fil, livré en bobines, est coupé *obliquement* en morceaux arqués de 3 centimètres environ, qui sont donc pointus aux deux bouts et piquent comme des aiguilles. L'un des bouts est approché de la veilleuse d'un bec Bunsen. Le métal fond et forme une boule qui reste adhérente au reste du fil. On le refroidit en le plongeant brusquement dans l'eau. L'aiguille est ainsi transformée en épingle.

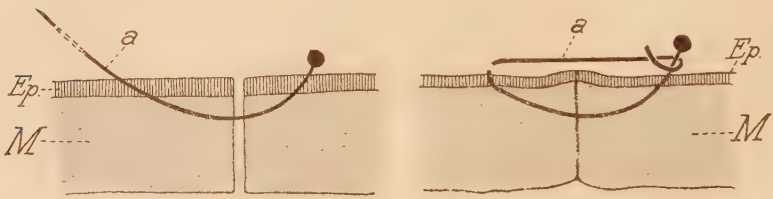


Fig. 15 et 16. — Les deux temps d'exécution de la suture « en épingle de sûreté ». *a*, épingle; *Ep*, épiderme; *M*, musculature du corps (L'inter-rupcion de l'épingle, sur la fig. 16, provient d'une erreur de clichage).

Pour exécuter une suture, l'épingle est saisie près de sa pointe dans une des pinces d'horloger affilées tenue dans la main droite. La main gauche porte une pince analogue, au moyen de laquelle les lèvres de la plaie sont maintenues exactement en face l'une de l'autre. L'épingle est alors passée dans les deux lèvres perpendiculairement à l'incision (fig. 15). Elle doit pénétrer dans les muscles de la paroi du corps, mais assez peu profondément. Je la tire jusqu'à ce que les deux lèvres soient fortement appliquées l'une contre l'autre. Au moyen des deux pinces, dont la pointe à la fois fine et rigide permet d'effectuer des mouvements très petits avec une force suffisante pour plier à volonté le fil d'argent, je rabats ensuite la partie libre de l'épingle sur la peau, en ayant soin que la suture ne se relâche pas. Enfin, j'exécute avec le fil une boucle sous la tête de l'épingle et je le coupe (fig. 16). La suture est terminée.

L'extrémité mousse du fil restant est alors passée dans la flamme du bec Bunsen pour obtenir une nouvelle boule, donc une nouvelle épingle, que je refroidis sur les cotons mouillés qui recouvrent le ver et avec laquelle j'exécute un second point de suture. Une seule épingle peut ainsi fournir jusqu'à 4 sutures, de sorte que la dépense est insignifiante.

Je pose deux points de suture par incision, chacun un peu en dedans des soies ventrales. Dans les segments 10 et 11, où

les incisions sont très voisines, j'ai soin de ne pas placer les points de suture correspondants en face les uns des autres.

Conservation pendant la convalescence. — Lorsque les plaies sont cousues, les opérés, qui ont commencé à se réveiller, sont placés dans des récipients où s'effectuera la convalescence. J'utilise pour cet usage des pots en verre moulés, munis d'un couvercle dont la fermeture est assez lâche, de sorte que l'air peut s'y renouveler lentement. Ces pots sont garnis de papier filtre froissé et mouillé, puis stérilisés en grand nombre à l'autoclave à 120° pendant 20 minutes. La stérilisation est nécessaire pour détruire les germes de putréfaction qui pourraient se trouver dans les récipients. En effet, il arrive que des opérés meurent; les pots où ils se trouvent sont alors infectés. Tous les récipients qui ont servi étant simplement lavés à grande eau et brossés, une stérilisation générale s'impose : c'est le moyen de désinfection le plus rapide et le plus sûr. Les antiseptiques sont à éviter absolument, car les vers y sont très sensibles.

Les opérés sont changés de pots une première fois au bout de 2 à 3 jours, plus tôt s'ils ont saigné, puis moins fréquemment.

Les manipulations doivent être effectuées très doucement, sinon les animaux se remuent avec violence et font éclater leurs points de suture. Le succès de l'opération est alors très compromis, car l'on ne peut songer à recoudre les plaies ouvertes.

Il faut laisser les points de suture tomber d'eux-mêmes, ce qui survient au bout de 4 à 8 jours. Comme ils sont très superficiels, ils ne produisent qu'une blessure insignifiante, dont toute trace aura bientôt disparu. Lorsque les points de suture sont tombés, les blessures sont encore très fragiles : elles sont fermées par un tissu cicatriciel très tendre au début, qui se consolide peu à peu. La paroi ventrale du corps dans la région génitale cicatrise beaucoup plus lentement qu'ailleurs, à cause de la richesse de la peau en glandes variées. Après la chute des points de suture, je laisse donc en général les animaux quelques jours encore dans leurs récipients de verre. Lorsque les plaies sont suffisamment cicatrisées, les opérés sont enfin mis sur des pots à fleurs, avec terre et feuilles mortes, préparés

comme je l'ai indiqué au chapitre « méthode d'élevage ».

Les sujets qui sont parvenus à ce stade de la convalescence sont généralement sauvés. Leur histoire est désormais soigneusement notée sur un cahier spécial, où une page double est réservée à chacun d'entre eux. A chaque changement de pot j'ai noté l'aspect général, la quantité de nourriture absorbée, l'état des caractères sexuels somatiques, ce dernier souvent schématisé en outre par un croquis ; enfin, chez certains animaux, le poids.

*
* *

Une vingtaine de castrats totaux, et un nombre analogue de castrats partiels ont été, après une observation suffisamment prolongée, fixés en vue d'une étude histologique. Dans ce but, ils sont d'abord mis sur papier filtre, puis sur chiffons mouillés pour vider complètement leur tube digestif. Ils sont ensuite anesthésiés dans la solution de chloroforme indiquée plus haut. Enfin, toute la région génitale, du 8^e ou 9^e au 13 ou 16^e segment, est fixée dans le liquide de Bouin ou celui de Bouin-Hollande. Pour que le fixateur pénètre bien, je fends la paroi du corps sur la ligne médiane dorsale. Les pièces fixées sont ensuite débitées en coupes sériees orientées parallèlement au plan frontal de l'animal, ce qui rend les coupes très faciles à lire.

En outre, une série de castrats, totaux ou partiels, dont l'histoire n'est pas toujours reportée ci-dessous, mais est en accord avec toutes les autres, ont été disséqués avec grand soin sous un fort grossissement du microscope binoculaire de GREENOUGH, ce qui m'a permis de m'assurer qu'il ne régénère jamais de glande génitale en dehors des segments génitaux chez les espèces que j'ai étudiées.

Je résume dans les pages qui suivent l'histoire des castrats totaux les plus intéressants, en employant les abréviations suivantes :

Cl = clitellum.

G. g. = coussinets glandulaires de la région génitale.

G. s. s. = caractères sexuels somatiques.

Lσ = Lèvres glandulaires des orifices génitaux mâles.

p. v. = papilles clitellaires ventrales.

t. p. = tubercules de la puberté.

Pσ = pavillons génitaux mâles.

<i>P</i> ♀ = pavillons génitaux femelles.	<i>N</i> + = nutrition faible.
<i>vés. sém.</i> = vésicules séminales.	<i>N</i> ++ = nutrition abondante.
<i>rec. ov.</i> = réceptacles ovariens.	<i>N</i> +++ = ingestion d'une énorme quantité de nourriture.
<i>segm.</i> = segment.	<i>Max</i> = développé au maximum.
<i>dr.</i> = droit.	<i>Rég</i> = régressé, ou régression.
<i>g.</i> = gauche.	
<i>N</i> = nutrition.	

Les dates sont indiquées en abrégé de la manière habituelle : trois nombres, séparés par des tirets. Le premier nombre est le jour du mois ; le second désigne le mois d'après son numéro d'ordre dans l'année ; le troisième, les deux derniers chiffres de l'année. Exemple : 3-5-27 = 3 mai 1927.

Détail des expériences de castration totale.

C 17. *A. longa*.

26-10-26. Opération. *C. s. s.* moyennement développés.

10-11-26. Mis sur la terre ; *C. s. s.* stationnaires.

26-11-26. *N*+++ ; développement des *c. s. s.* en progrès.

14-12-26. *N*+++ ; *c. s. s. maximum*.

3- 6-27. *T. dig.* vide ; *c. s. s.* régressés incomplètement.

16- 7-27. *N. o.* (enroulé). *C. s. s. rég.*

4-10-27. *N*+++ ; *C. s. s. maximum*.

18-10-27. Fixé par Bouin (*C. s. s.* toujours maximum).

Etude histologique des segments génitaux : *C. s. s.* histologie normale. Dissépiments 10-11, 11-12, 12-13 encore incomplètement régénérés. *P*♂ du 10^e seg. : pas trace. *P*♂ du 11^e seg. : très développés, mais nus. *P*♀ très développés. *Réc. ov.* grands, à grande cavité, richement irrigués, mais vides. *Pas trace de testicules, ni d'ovaires, ni de vésicules séminales.* Les figures 68, 69 et 70 de la planche VII sont des photographies de trois des coupes de la région génitale de cet animal. Comme toutes les coupes analogues, elles sont frontales. Elles passent respectivement : la première entre la chaîne nerveuse ventrale et le tube digestif ; la seconde au milieu du tube digestif ; la troisième plus dorsalement.

Chez cet animal, la castration a bien été totale, et l'est demeurée. L'opération n'a pas provoqué de régression sensible des *C. s. s.*, et, par la suite, la nutrition ayant été abondante, les *C. s. s.* ont présenté deux périodes de développement maximum et d'allure tout à fait normale.

C 20. *A. longa*.

3-11-26. Opération. *C. s. s.* développés presque au maximum.

9-11-26. Mis sur la terre.

26-11-26. *N*+ ; bonne cicatrisation des plaies ; *C. s. s.* stationnaires.

4- 1-27. *N*+++ ; *C. s. s. maximum*.

29- 1-27. *N*+++ ; *C. s. s. maximum*.

9- 6-27. *N. o.* (enroulé) ; *C. s. s.* régressés, mais pas complètement.

4-10-27. *N*+++ ; intestin très garni ; *C. s. s. maximum*.

18-10-27. Fixé par Bouin (*C. s. s.* toujours maximum).

Etude histologique des segments génitaux : *C. s. s.* histologie normale.

— Dissépiments 9-10, 40-41, 44-42 encore très incomplètement régénérés. $P\sigma$ du 10^e segm., complètement enlevées, n'ont pas régénéré; $P\sigma$ du 44^e segm. à gauche présents et développés au maximum (grandes cellules à cytoplasme abondant et riche ciliature); à droite à peu près absents. — *Pas trace de testicules ni d'ovaires*. — A la place des vésicules séminales 2 gauche, 3 et 4 droites, on trouve de très petits régénérats, de structure d'ailleurs atypique: les autres n'ont pas régénéré. — $P\varphi$ et *rec. ov.* développés au maximum. — Les néphridies enlevées n'ont pas régénéré.

C 49. *A. longa*.

- 24-11-26. Opération. *C. s. s.* développés au maximum.
 30-11-26. Mis sur la terre. *C. s. s.* stationnaires.
 29- 4-27. $N++$; *C. s. s.* toujours maximum: pas de régression.
 4- 6-27. $N+$; *C. s. s.* régression incomplète.
 46- 7-27. $N+++$; *C. s. s.* ventraux $++$; cl. $+$.
 40-10-27. $N++++$; *C. s. s.* au maximum.
 15- 2-28. A essayé de s'enfuir. Retrouvé mort et desséché.

C 51. *A. longa*.

- 24-11-26. Opération. *C. s. s.* presque maximum.
 30-11-26. Mis sur la terre. *C. s. s.* stationnaires.
 Lacune dans les observations.
 3- 6-27. N insuffisante. Enroulé. *C. s. s.* régressés.
 40-10-27. $N++$. *C. s. s.* au maximum.
 15- 2-28. Disparu (mort ou enfui).

C 55. *A. longa*.

- 26-11-26. Opération. *C. s. s.* début de développement.
 30-11-26. Mis sur la terre. *C. s. s.* stationnaires.
 3- 6-27. N insuffisante (long jeûne). Enroulé. *C. s. s.* régressés complètement.
 20- 7-27. $N++$. *C. s. s.* encore régressés.
 9-10-27. $N++$. *C. s. s.* au maximum.
 31-10-27. Fixé par BOUIN (*C. s. s.* toujours maximum).
 Etude histologique des segments génitaux :
 Très petit régénérat des testicules 2 droit et gauche, sans dissociation des extrémités en gonies. — Régénérats de tailles variables des vésicules séminales 2 gauche, 3 gauche et droite, 4 gauche et droite.
 Le grand nombre de régénérats de ce sujet conduit à penser qu'il a été mal opéré.

C 64. *A. longa*.

- 4-12-26. Opération. *C. s. s.* maximum.
 7-12-26. Mis sur la terre. *C. s. s.* stationnaires.
 29- 4-27. $N+++$. *C. s. s.* en régression nette.
 17- 7-27. $N++$. *C. s. s.* au maximum.
 24- 7-27. Fixé par BOUIN à l'urée (formule de Mac CLUNG). *C. s. s.* maximum.
 Etude histologique des segments génitaux. Ce qui reste des $P\sigma$ très déve-

loppé (grandes cellules à forte ciliature) mais nu (sans spermatozoïde). *Pas trace de testicules, ni d'ovaires*. Régénérats des vésicules séminales 4 gauche (petit) et 4 droite (plus grand). *P♀* et réc. ov. normalement développés.

C 74. *A. longa* à peau dépourvue de pigment.

8-12-26. Opération. *C. s. s.* maximum.

14-12-26. Mis sur la terre. *C. s. s.* stationnaires.

9- 6-27. *N* insuffisante (long jeûne). Enroulé. *C. s. s.* régressés.

20- 7-27. *N++* (mais déroulé depuis peu). *C. s. s.* régressés, mais moins qu'en juin.

9-10-27. *N++*. *C. s. s.* au maximum.

20-10-27. Fixé par l'alcool, puis éclairci par le salicylate de méthyle, qui le rend tout à fait transparent (la peau de cet individu n'était pas pigmentée). *Aucun régénérat* visible des glandes génitales ni des vésicules séminales. L'animal a été ensuite remis dans l'alcool absolu et photographié (Pl. VI, fig. 53 : vue dorsale et fig. 54 : vue ventrale). Les caractères sexuels somatiques sont tous développés au maximum. Malheureusement, après fixation à l'alcool les *c. g.* (région génitale) et les *p. v.* (région clitellaire ventrale) sont peu visibles. On distingue toutefois sur la photographie quelques-uns de ces derniers, en particulier deux *p. v.* supplémentaires dans le 28^e segment.

C 75. *A. longa*.

8-12-26. Opération. *C. s. s.* maximum.

14-12-26. Mis sur la terre. *C. s. s.* stationnaires.

9- 6-27. *N* insuffisante (long jeûne). Enroulé. *C. s. s.* régressés.

20- 7-27. *N* nulle : Enroulé. *C. s. s.* régressés.

9-10-27. *N+++*. *C. s. s.* maximum.

20-10-27. Traité comme C 74. *Aucun régénérat* visible des glandes génitales ni des vésicules séminales. Photographié comme le précédent (Pl. VI, fig. 55 : vue dorsale, et fig. 56 : vue ventrale). L'animal a été plus contracté que C 74 par l'anesthésie préalable à la fixation. Les caractères sexuels somatiques sont développés au maximum, mais les *c. g.* et les *p. v.* pas nettement visibles après cette fixation ; par contre, les *t. p.* sont restés très apparents.

C 78. *A. terrestris*.

9-12-26. Opération. *C. s. s.* extrême début de régression.

14-12-26. Mis sur la terre. *C. s. s.* stationnaires.

4- 1-26. *N* nulle. *C. s. s.* stationnaires.

29- 1-27. *N* insignifiante. *C. s. s.* régression marquée.

9- 6-27. *N* insuffisante (long jeûne). *C. s. s.* régressés.

16- 7-27. *N++++*. *C. s. s.* en plein développement.

9-10-27. *N+++*. *C. s. s.* maximum.

31-10-27. Fixé par BOUIN. *C. s. s.* maximum.

Examen histologique des coupes de la région génitale : *P♂* normaux, très développés, mais nus. — *P♀* : comme *P♂*. — Régénérat de l'ovaire gauche (qui a dû être incomplètement enlevé). Régénérats de vésicules séminales 2 dr. (très petit, très atypique) et 3 dr. (plus gros et plus normal), tous vides. *Pas trace de testicules*.

C 84. *A. longa*.

10-12-26. Opération. *C. s. s.* presque maximum.

14-12-26. Mis sur terre. *C. s. s.* stationnaires.

29- 1-27. *N* nulle. *C. s. s.* en régression nette.

9- 6-27. *N* insignifiante. Enroulé. *C. s. s.* régressés.

18- 7-27. *N*++. *C. s. s.* extrême début de développement.

9-10-27. *N*++. *C. s. s.* maximum

30-10-27. Fixé par BOUIN. *C. s. s.* maximum.

Examen histologique de la région génitale : Régénération de plusieurs testicules, des ovaires et de plusieurs vésic. sém. A dû être très mal opéré,

C 85. *A. longa*.

10-12-26. Opération, Puberté avancée, *C. s. s.* en plein développement.

14-12-26. Mis sur terre. *C. s. s.* stationnaires.

29- 1-27. *N*+. *C. s. s.* légère régression.

16- 7-27. *N*++. *C. s. s.* maximum.

24- 7-27. Fixé par BOUIN à l'urée (Mac CLUNG). *C. s. s.* maximum.

Examen histologique de la région génitale : *C. s. s.* histologie normale, — *P♂* du 11^e segm. seuls présents, et incomplets. Normalement développés (grandes cellules, à riche ciliature), mais nus (sans spermatozoïdes à leur surface). — Epididymes et canaux déférents normaux. — *P♀* et *rec. ov.* très développés, ces derniers vides (sans œufs). *Pas trace de testicules, ni d'ovaires, ni de vésicules séminales.*

C 90. *A. longa*.

14- 6-27. Opération. *C. s. s.* régressés.

20- 6-27. Mis sur terre. 5 points de suture tombés (sur 6).

15- 7-27. *N* nulle : enroulé. *C. s. s.* stationnaires.

7-10-27. *N*++. *C. s. s.* maximum.

31-10-27. Fixé par BOUIN. *C. s. s.* maximum.

Examen histologique des segments génitaux et voisins : *C. s. s.* histologie normale. — *P♂* presque entièrement enlevés : seul subsiste un fragment greffé à face postérieure du dissépim. 9-10, donc dans position étrange. Structure pourtant normale (grandes cellules richement ciliées). — Epididymes et canaux déférents : structure normale. — Un minuscule fragment de testicule greffé à face postérieure du dissépiment 8-9 (position aberrante), ne renfermant que des gonies primitives. — Testicules normaux et ovaires : *pas trace. Rec. ov.* pas trace. — *Vésic. sém.* : rien qu'un minuscule début de régénérat de vés. sém. 3 g.

C 97. *A. longa*.

14- 6-27. Opération. *C. s. s.* régressés.

20- 6-27. Mis sur la terre. 5 points de suture tombés.

15- 7-27. *N*++. Cicatrices de l'opération à peine visibles. *C. s. s.* faible indication de développement.

7-10-27. *N*++. *C. s. s.* maximum.

Histologie de la région génitale : *C. s. s.* structure normale. Dissépiments opérés encore incomplètement reconstitués. *P♂* et *P♀* (ce qu'il en reste) à structure normale. *Pas trace de testicules ni d'ovaires.* Epaissement du dissépim. à la place des *vésic. sém.* 4 dr. ; pas trace des autres vésic. sém. — *Rec. ov.* pas enlevés, très développés, mais sans œufs naturellement.

C 100. *A. longa*.

15- 6-27. Opération. *C. s. s.* régressés.

20- 6-27. Mis sur la terre. Tous les points de suture tombés.

16- 7-27. Enroulé. *C. s. s.* stationnaires.

7-10-27. *N++*. *C. s. s. maximum*.

31-10-27. Fixé par BOUIN. *C. s. s. maximum*.

Histologie de la région génitale : *C. s. s.* structure normale. *P♂* et ♀ (ce qu'il en reste) très développés, à structure normale. *Pas trace de testicules, ni d'ovaires, ni de réc. ovar.* — *Vésic. sém.* : très petits régénérats atypiques de 3 g. et 4 dr. ; pas trace des autres.

C 104. *A. longa*.

15- 6-27. Opération. *C. s. s.* régressés.

20- 6-27. Mis sur terre. Tous les points de suture tombés.

15- 7-27. Enroulé. *C. s. s.* stationnaires.

7-10-27. *N++*. *C. s. s. maximum*.

31-10-27. Fixé par BOUIN. *C. s. s. maximum*.

Histologie de la région génitale. *C. s. s.* structure normale. — *P♂* et *P♀* incomplets, mais très développés, structure normale. — *Pas trace de testicules, d'ovaires ni de réc. ovar.* — *Vésic. sém.* : 3 g. et dr. et 4 g. : très petits régénérats : 4 dr. : régénérat assez gros (a dû être incomplètement enlevée) ; pas trace des autres. — Le cahier d'opération indique que, le sujet n'ayant pas été suffisamment anesthésié, l'opération a été effectuée avec peine ; les vés. sém. ont dû être mal enlevées.

C 106. *A. longa*.

17- 6-27. Opération. Début de Puberté. *C. s. s.* début de développement.

25- 6-27. Mis sur terre. Tous les points de suture tombés.

15- 7-27. Enroulé. *C. s. s.* stationnaires.

7-10-27. *N++*. *C. s. s. maximum*.

31-10-27. Fixé par BOUIN. *C. s. s. maximum*.

Histologie de la région génitale : *C. s. s.* structure normale. *P♂* et *P♀* incomplets, mais très développés. Epididymes et canaux déférents : structure normale. *Pas trace de testicules, ni d'ovaires, ni de réc. ovar.*

C 109. *A. longa*.

18- 6-27. Opération. La paire de vésic. sém. 1 oubliée. Grand *immature*. *C. s. s.* : ébauches à peine indiquées.

25- 6-27. Mis sur terre. Tous les points de suture tombés.

15- 7-27. Enroulé. *C. s. s.* stationnaires, donc encore presque invisibles.

7-10-27. *N++*. *C. s. s. maximum*.

31-10-27. Fixé par BOUIN.

Histologie de la région génitale : *C. s. s.* structure normale. Tous les dissépinements opérés encore très incomplets. La paire de vésic. sém. 1 effectivement retrouvée normale, mais vide. *Pas trace des 3 autres paires de vés. sém., ni de testicules, ni d'ovaires, ni de réc. ovar.* *P♀* : ne reste que très petit fragment, mais normal (grandes cellules à riche ciliature). — *P♂* : ne reste que petit fragment logé dans le 13^e segment, donc dans position étrange ; pourtant structure normale (grandes cellules richement ciliées).

C 110. *A. longa*.

18- 6-27. Opération. Immature. *C. s. s.* : ébauches à peine indiquées.

25- 6-27. Mis sur terre. Tous les points de suture tombés.

15- 7-27. Paraît très affaibli. *C. s. s.* encore presque invisibles.

5-10-27. *N++*. *C. s. s. maximum*.

18-10-27. Fixé par Bouin.

Histologie de la région génitale : *C. s. s.* structure normale. Tous les disépiments opérés encore très incomplets. *P♂* et *P♀* incomplets, mais structure normale. Epididymes et canaux déférents : structure normale. *Pas trace de testicules, ni d'ovaires, ni de vésic. sem. ni de réc. ovar.*

C 113. *A. longa*.

26- 6-27. Opération. Petit immature, sans trace de *C. s. s.*, donc encore indéterminable.

25- 6-27. Mis sur la terre. Tous les points de suture tombés.

20- 7-27. Enroulé. Etat stationnaire

5-10-27. *N++*. Devenu adulte ; *C. s. s. maximum*.

18-10-27. Fixé par Bouin. *C. s. s. maximum*.

Histologie de région génitale : *C. s. s.* structure normale. *P♂* et *P♀* : structure normale. Epididymes et canaux déférents : structure normale. Reste petit morceau de testicule regreffé dans le 9^e segment (position aberrante). Petit régénérat de l'ovaire droit. Ablation incomplète de vésic. sem. 4 dr. dont il reste un fragment important. Pas trace des autres parties des appareils génitaux.

C 116. *A. longa*.

Histoire identique à celle de C 113.

Histologie de région génitale : *C. s. s.* structure normale. *P♂* et *P♀* incomplets, mais structure normale. Epididymes et canaux déférents : struct. normale. *Pas trace de testicules, ni d'ovaires, ni de réc. ovar.* — Vésicules séminales : petits régénérats de 4 d. et 4 g. ; pas trace des autres.

C 117. *A. longa*.

24- 6-27. Opération. Extrême début de puberté. *C. s. s.* ébauchés.

25- 6-27. Mis sur terre. Quelques points de suture encore en place.

15- 7-27. Enroulé. *C. s. s.* stationnaires.

4-10-27. *N++*. Est devenu adulte. *C. s. s. maximum*.

Fixé par Bouin. Date non notée.

Histologie de la région génitale : *C. s. s.* structure normale. *P♂*, *P♀* incomplets, mais structure normale. Canal déférent et épидидyme : structure normale. *Pas trace de testicules, ni d'ovaires, ni de réc. ovar.* — Vésicules séminales : minuscule début de régénération, à structure atypique, de 4 d. ; pas trace des autres.

Résultats généraux des castrations totales.**Déterminisme du développement
des caractères sexuels somatiques.**

Chez tous les sujets, lorsqu'ils ont été suffisamment alimentés, tous les caractères sexuels somatiques (coussinets glandulaires

de la région génitale ; lèvres glandulaires des orifices génitaux mâles ; papilles clitellaires ventrales ; tubercules de la puberté ; clitellum) se sont développés absolument comme chez les témoins normaux et ont atteint le même développement maximum. Les vérifications histologiques ont montré que leur structure était normale, ce que laissait prévoir leur aspect macroscopique. L'étude histologique de la région génitale, et des segments voisins, sur des coupes en série complète a montré que, en général, ni testicules, ni ovaires, ni réceptacles ovariens ne régénèrent après ablation. Les vésicules séminales manifestent souvent un début de régénération ; mais, dans quelques cas, elles sont restées totalement absentes, même après de longs mois. Dans la plupart des cas de régénération, d'ailleurs, la masse totale des régénérats était si faible par rapport à la masse normale des 8 vésicules séminales (elle était souvent certainement *inférieure au millième* de cette masse normale) qu'elle ne peut guère avoir exercé une action.

Il est donc certain que le développement de tous les caractères sexuels somatiques externes n'est sous la dépendance ni des testicules, ni des ovaires, ni des vésicules séminales, ni des réceptacles ovariens.

Il en est de même du développement cyclique des pavillons génitaux mâles et femelles, qui continuent à évoluer normalement chez les castrats totaux. Je n'ai pas cité plus haut les castrats qui ont été fixés et débités en coupes au stade de régression des caractères sexuels ; mais plusieurs sujets sont dans ce cas, et leurs pavillons génitaux étaient normalement régressés. La brève énumération des résultats histologiques qu'on a pu lire plus haut montre que, chez les castrats totaux dont les caractères sexuels somatiques sont développés au maximum, les pavillons génitaux sont très développés, composés de grandes cellules à cytoplasme abondant, à très riche ciliature : en un mot identiques à ceux des entiers au stade correspondant (Pl. VII, fig. 58 pour les $P\sigma$; fig. 59 pour les $P\varphi$). Ces considérations sont exactes même dans les cas où, par la suite de l'opération, l'anatomie de ces organes a été profondément modifiée, par exemple lorsqu'ils se sont trouvés transplantés assez loin de leur place normale. L'évolution des pavillons génitaux, qui accompagne celle de tous les caractères

sexuels, n'est donc pas, elle non plus, sous la dépendance des glandes génitales.

On peut ajouter une précision dans le cas des pavillons génitaux mâles. Chez les entiers (ou les castrats partiels encore pourvus de testicules, comme nous le verrons plus loin), au moment où les caractères sexuels somatiques sont développés au maximum, les pavillons génitaux mâles sont toujours couverts de spermatozoïdes. On pouvait penser que leur grand développement, à ce stade, résultait de l'action directe des spermatozoïdes. L'étude des castrats montre qu'il n'en est rien.

Enfin, dans toutes les coupes de castrats, on peut constater que les néphridies des segments opérés, enlevées en totalité ou en partie lors de la castration, n'ont pas manifesté même le plus léger début de régénération. Ce fait est extrêmement curieux, car les espèces d'*Allolobophora* étudiées sont capables de régénérer postérieurement une centaine de segments, avec deux cents néphridies analogues à celles des segments génitaux.

L'étude détaillée de la régénération des vésicules séminales, qui semble conduire le plus souvent à des organes de structure très atypique, trouvera place dans le mémoire histologique que j'ai annoncé.

L'activité génitale des castrats totaux.

Une partie seulement des castrats totaux ont été tués, puis fixés histologiquement. Les autres sont toujours vivants. Je les ai généralement, à partir de 1928, réunis par couples, pour voir s'ils avaient conservé l'instinct génital. Je résume ci-dessous leur histoire. On verra que, comme permettait de le penser la présence chez eux de caractères sexuels somatiques normalement développés, ils s'accouplent comme des entiers. Dans tous les cas, je résume beaucoup leur histoire, en la réduisant à ce qu'elle a d'essentiel, avant leur réunion par couples.

C 26 *A. terrestris*.

5-11-26. Opération. *C. s. s.* en développement.

16- 7-27. *N* insuffisante. *C. s. s.* régressés.

10-10-27. *N++*. *C. s. s. maximum*.

4- 1-28. *N++*. *C. s. s.* toujours maximum.

Réuni le lendemain avec C 76.

C 76. *A. terrestris*.

9-12-26. Opération. *C. s. s.* en développement.

9- 6-27. *N+*. *C. s. s.* régressés.

20- 7-27. *N++*. *C. s. s.* en développement.

9-10-27. *N++*. *C. s. s.* *maximum*.

5- 1-28. *N++*. *C. s. s.* *maximum*.

Réuni à cette date avec C 26.

C 76 + C 26.

5- 1-28. Réunis dans un même pot.

2- 2-28. *N++*. Tous deux *C. s. s.* *maximum*. Se sont accouplés. — Ont donné 1 cocon, d'aspect normal, conservé à part.

18- 2-28. *N++*. Tous deux *C. s. s.* *maximum*. Se sont encore accouplés. 1 second cocon.

17- 4-28. *N++*. Tous deux *C. s. s.* *maximum*. 6 nouveaux cocons.

8- 6-28. *N++*. Toujours *C. s. s.* *maximum* tous deux. 3 nouveaux cocons. Poids total 23 gr. 5.

30- 6-28. L'un des conjoints *N++*. Toujours *C. s. s.* *maximum*. L'autre *N+* *C. s. s.* légère régression. — 1 nouveau cocon (donc 12 en tout). Poids total 21 gr. 1 seulement.

11-10-28. *N++* tous deux *C. s. s.* *maximum* chez l'un, presque *maximum* chez l'autre. Se sont accouplés (pseudo pénis visible).

12- 1-29. *N++*. Tous deux *C. s. s.* *maximum*.

2- 3-29. *N++*. Tous deux *C. s. s.* *maximum*.

Chez l'un de ces deux animaux, les *C. s. s.* sont donc *développés au maximum sans interruption depuis 17 mois*.

Les deux sujets sont toujours vivants et en parfait état.

Les cocons, longtemps conservés à part dans de bonnes conditions, n'ont donné naissance à aucun ver, et, par transparence, on n'a jamais aperçu d'embryon à leur intérieur. Ils ne renfermaient donc probablement pas d'œufs : la castration des sujets était bien effective. L'aspect de ces cocons de castrats était absolument normal pour l'espèce, comme on peut s'en convaincre à l'examen de la fig. 52, pl. VI, qui en est une photographie. Tous ces cocons dépourvus d'œufs étaient néanmoins remplis du vitellus extra-ovulaire sécrété par le clitellum.

C 42. *A. longa*.

23-11-26. Opération. *C. s. s.* *maximum*.

29- 1-26. *N+*. *C. s. s.* à peu près stationnaires.

9- 6-27. *N* nulle (Enroulé). *C. s. s.* régressés.

10-10-27. *N++*. *C. s. s.* *maximum*.

17- 2-28. *N++*. *C. s. s.* *maximum*. Poids : 8 gr. 8.

Réuni à C 52.

C 52. *A. longa*.

24-11-26. Opération. *C. s. s.* *maximum*.

16- 7-27. Enroulé. *C. s. s.* régressés.

10-10-27. *N++*. *C. s. s.* maximum.

15- 2-27. *N++*. *C. s. s.* maximum. Poids : 10 gr.

Réuni à C 42.

C 42 + C 52.

18- 2-28. Réunis. Tous deux *C. s. s.* maximum. Poids total : 48 gr. 8.

23- 4-28. *N++*. Tous deux *C. s. s.* maximum. *Se sont accouplés* (Pseudo-pénis présents). Pas de cocon. Poids total : 49 gr.

8- 6-28. Exactement comme le 23-4. Poids total : 49 gr. 5.

30- 7-28. Enroulés tous deux. Tous deux *C. s. s.* en régression, mais assez peu marquée. Poids total : 43 gr. 9.

Ces individus se sont donc accouplés, mais n'ont pas fourni de cocon. Les *C. s. s.* sont restés développés au maximum chez ces deux individus au moins pendant 9 mois.

C 47. *A. terrestris*.

24-11-26. Opération. *C. s. s.* en régression.

16- 7-27. *N+*. *C. s. s.* régressés. — S'enroule peu après.

10-10-27. *N++* (mais depuis peu). *C. s. s.* commencent à se développer.

15- 2-28. *N++*. *C. s. s.* maximum. Poids : 10 gr. 8.

Réuni à C 57.

C 57. *A. terrestris*.

26-11-26. Opération. *C. s. s.* en régression.

16- 7-27. *N+*. *C. s. s.* régressés.

9-10-27. *N++*. *C. s. s.* en développement. Cl. commence à être marqué.

17- 2-28. *N++*. *C. s. s.* maximum. Poids : 41 gr. 4.

Réuni à C 47.

C 47 + C 57. Réunis le 17- 2-28. Poids total : 21 gr. 9.

18-4-28. *N++*. L'un toujours *C. s. s.* au maximum. L'autre *C. s. s.* un peu moins développés : *faible régression*. Poids total : 49 gr. 5.

6-6-28. *N++*. A nouveau *C. s. s.* maximum tous deux. *S'étaient accouplés*. Pas de cocon.

30-7-28. *N++*. Tous deux *C. s. s.* toujours maximum. Se sont accouplés. Pas de cocon. Poids total : 24 gr. 5.

C 54. *A. terrestris*.

26-11-26. Opération. Puberté avancée. *C. s. s.* en développement.

3- 6-27. Enroulé. *C. s. s.* régressés.

10-10-27. *N++*. *C. s. s.* maximum.

17- 2-28. *N++++*. *C. s. s.* toujours maximum. Poids : 7 gr. 6. Mis avec C 58.

C 58. *A. terrestris*.

26-11-26. Opération. *C. s. s.* en développement.

16- 7-27. *N* faible. — Enroulé. *C. s. s.* régressés.

9-10-27. *N++*. *C. s. s. maximum*.

17- 2-28. *N+++*. *C. s. s.* toujours maximum. Poids : 7 gr. 8. Mis avec C. 54.

C 54 + C 58. Réunis le 17-2-28. Poids total : 15 gr. 4.

25-4-28. *N+++*. *C. s. s.* maximum tous deux. Se sont *accouplés* (présence de pseudo-pénis). Pas de cocon. Poids total : 17 gr. 5.

8-6-28. *N+++*. *C. s. s.* toujours maximum tous deux. *Trouvés accouplés*, et de manière tout à fait normale. Pas de cocon. Poids total : 18 gr. 5.

30-7-28. *N+++*. L'un *C. s. s.* maximum. L'autre *C. s. s.* un peu moins développés. S'étaient accouplés. Pas de cocon. Poids total : 18 gr.

12-1-29. *N+++*. Tous deux *C. s. s.* maximum.

2-3-29. *N+++*. Tous deux *C. s. s. maximum*.

Chez l'un de ces deux sujets, les *C. s. s.* sont donc *développés au maximum sans interruption depuis 17 mois* et, chez l'autre, ils n'ont subi qu'un fléchissement passager pendant la même période.

C 59. *A. longa*.

26-11-26. Opération. *C. s. s.* en développement mais Cl. pas encore saillant.

3- 6-27 et 16-7-27. Enroulé. *C. s. s.* régressés.

9-10-27. *N+++*. *C. s. s.* déjà bien développés, mais Cl. non saillant.

17- 2-28. *N+++*. *C. s. s. maximum*. Poids : 7 gr. 9. Mis avec C 70.

C 70. *A. longa*.

1-12-26. Opération. *C. s. s.* presque maximum.

16- 7-27. Enroulé. *C. s. s.* régressés.

9-10-27. *N+++*. *C. s. s.* développés, mais Cl. non saillant.

15- 2-28. *N+++*. *C. s. s. maximum*. Poids : 9 gr. 1. Mis avec C 59.

C 59 + C 70. Réunis le 17-2-28. Poids total : 17 gr. 0.

26-4-28. C 70. *N+++*. *C. s. s.* toujours maximum. C 59. Enroulé. *C. s. s.* en régression. Ont dû s'accoupler, car *un cocon*.

8-6-28. Comme le 26-4-28. — Pas de cocon nouveau. C 70 mis alors avec C 96 : tous deux *C. s. s.* maximum. Le 30-7-28, C 59 est mis avec C 95.

C 67. *A. longa*.

1-12-26. Opération. Puberté.

4- 6-27 et 11-7-27. Enroulé. *C. s. s.* régressés.

9-10-27. *N+++*. *C. s. s. maximum*.

17- 2-28. *N+*. *C. s. s.* un peu régressés : Cl. à peine saillant, *L♂* moyennes.

26- 4-28. *N* nulle (enroulé, donc pour la seconde fois en captivité). *C. s. s.* régressés.

25- 6-28. *N+++*. *C. s. s. maximum*. Mis avec C 112 (début régr. *C. s. s.*).

30- 7-28. *N+++*. *C. s. s.* maximum ; au contraire C 112 *C. s. s.* régressés. C 67 est alors retiré d'avec C 112 et mis avec C 102, ayant *C. s. s.* au maximum comme lui.

C 112. *A. longa*.

- 18- 6-27. Opération. Immature. *C. s. s.* ébauches à peine perceptibles.
 5-10-27. *N+*. *C. s. s.* stationnaires.
 4- 4-28. *N++*. *C. s. s. maximum*.
 25- 4-28. *N++*. *C. s. s. maximum*.
 25- 6-28. *N* insuffisante. *C. s. s.* en régression. Voir suite à C 67.

C 77. *A. terrestris*.

- 9-12-26. Opération. *C. s. s.* en développement. Cl. un peu saillant.
 9- 6-27. Enroulé. *C. s. s.* régressés.
 9-10-27. *N++*. *C. s. s.* presque *maximum*.
 17- 2-28. *N++++*. *C. s. s. maximum*. Poids : 15 gr. 1.
 26- 4-28. *N++*. *C. s. s. maximum*. Poids : 16 gr. 0 (*Un des plus forts poids observés chez cette espèce*). Mis avec C 111.

C 111. *A. terrestris*.

- 18- 6-27. Opération. Immature. *C. s. s.* encore absents.
 5-10-27. *N++*. Est devenu adulte. *C. s. s. maximum*.
 4- 4-28 et 25-4-28. *N++*. *C. s. s. maximum*. Poids : 10 gr. 5. Mis avec C 77.

C 77 + C 111. Réunis le 27-4-28. Poids total : 26 gr. 5.

- 25- 6-28. *N++*. *C. s. s. maximum* tous deux. S'étaient *accouplés*. Pas de cocon.
 30- 7-28. *N++*. *C. s. s.* toujours chez tous deux maximum. S'étaient *accouplés*. Pas de cocon. Poids total : 28 gr. 5.
 11-10-28. *N++*. Tous deux *C. s. s. maximum*. Pas de cocon.
 12- 1-29. *N++*. Tous deux *C. s. s. maximum*. Pas de cocon.
 2- 3-29. *N++*. Tous deux *C. s. s. maximum*. Pas de cocon.
 Chez ces deux individus, les *C. s. s.* sont donc *développés au maximum sans interruption depuis 17 mois*. Les deux sujets sont toujours vivants et en observation.

C 80. *A. terrestris*.

- 10-12-26. Opération. *C. s. s.* en développement.
 16- 7-27. *N* insuffisante. *C. s. s.* régressés.
 9-10-27. *N++*. *C. s. s. maximum*.
 6- 1-28. *N++++*. *C. s. s. maxim.* — Mis avec C 89.

C 89. *A. terrestris*.

- 13- 6-27. Opération. *C. s. s.* régressés.
 9-10-27. *N+*. *C. s. s.* encore peu développés.
 6- 1-28. *N++*. *C. s. s. maximum*.

C 80 + C 89. Réunis le

- 3- 2-28. Les deux individus sont réunis. Tous deux *C. s. s. au début de régression*.

25- 4-28. *N++*. Retour au développement maximum des *C. s. s.* chez les deux castrats. Se sont *accouplés*. Pas de cocon. Poids total : 22 gr. 0.

8- 6-28. *N++*. Tous deux *C. s. s.* maximum. Se sont *accouplés*. Pas de cocon. Poids total : 23 gr. 1.

30- 7-28. *N++*. Tous deux *C. s. s.* maxim. Se sont *accouplés*. Pas de cocon. Poids total : 26 gr. 9.

C 93. *A. longa*.

14- 6-27. Opération. *C. s. s.* régressés.

7-10-27. *N++*. *C. s. s.* Maximum.

6- 1-28. *N++*. *C. s. s.* Maxim.

3- 2-28. Mis au jeûne depuis un mois. *C. s. s.* encore presque maxim. Mis avec C 99.

C 99. *A. longa*.

15- 6-27. Opération. *C. s. s.* régressés.

7-10-27. *N++*. *C. s. s.* maximum.

6- 1-28. *N+*. *C. s. s.* légère régression.

3- 2-28. Au jeûne depuis un mois. *C. s. s.* à demi-régressés. Cl. régressé. Mis avec C 93.

C 93 + C 99. Réunis le 3-2-28.

25- 4-28. *N+++*. Tous deux *C. s. s.* Maximum, donc se sont développés à nouveau chez C 99. *Trouvés accouplés* dans la terre. Pas de cocon.

8- 6-28. *N++*. Tous deux *C. s. s.* maximum. Se sont *accouplés*.

30- 7-28. *N++*. Tous deux *C. s. s.* max. Se sont *accouplés*.

29- 1-29. *N++*. Tous deux *C. s. s.* maximum.

2- 3-19. *N++*. Tous deux *C. s. s.* maximum. Se sont *accouplés*.

Chez C 93, les *C. s. s.* sont donc développés au maximum sans interruption depuis 17 mois. Chez C 99 ils n'ont, pendant cette même période, subi qu'un début de régression, et très passager. Les deux sujets sont toujours vivants et en observation.

C 94. *A. longa*.

14- 6-27. Opération. *C. s. s.* régressés.

7-10-27. *N++*. *C. s. s.* développés, mais Cl. pas encore saillant.

6- 1-28. *N++*. *C. s. s.* maximum. Mis avec C 95.

C 95. *A. longa*.

Histoire identique à celle de C 94.

C 94 + C 95.

6- 1-28. Réunis dans un même pot vers 16 heures. Le même soir, vers 20 heures, je les trouve déjà *accouplés* dans la terre.

26- 1-28. *N++*. *C. s. s.* toujours max. Se sont *accouplés*. Pas de cocon.

18- 2-28. *N++*. *C. s. s.* toujours max. Viennent de s'accoupler (pseudo-pénis très blancs). Pas de cocon.

- 17- 4-28. *N++*. *C. s. s.* max. Viennent de s'accoupler. Pas de cocon.
 26- 4-28. *N++*. *C. s. s.* max. *Trouvés accouplés*. Pas de cocon.
 8- 6-28. C 94 toujours *C. s. s.* max. C 95 *enroulé*. *C. s. s.* régressés.
 Ce couple, fréquemment observé, témoigne que les castrats s'accouplent très souvent, et d'une manière tout à fait normale (observation du 26-4-28).

C 102. *A. longa*.

- 15- 6-27. Opération. *C. s. s.* régressés.
 7-10-27. *N++*. *C. s. s.* presque max. (*Cl.* déjà saillant).
 4- 1-28. *N++*. *C. s. s.* *maximum*. Réuni à C 103.

C 103. *A. longa*

Histoire identique à celle de C 102.

C 102 + C 103. Réunis le 6-1-28.

- 23- 4-28. *N++*. *C. s. s.* toujours max. Se sont *accouplés* (pseudo-pénis).
 20- 4-28. L'un *C. s. s.* presque max.; l'autre *C. s. s.* en régression;
 9- 6-28. Au jeûne tous deux depuis date précédente. *C. s. s.* régressés.
 30- 7-28. Réalimentés. L'un *N* insuffisante. *C. s. s.* régressés. L'autre *N++*; *C. s. s.* *Maximum*.

Conclusions sur l'activité génitale des castrats totaux.

Tous les individus qui ont été réunis par couples, et dont je viens de résumer l'histoire, sont encore vivants et en observation. Il n'a donc pu être vérifié pour aucun d'eux que la castration était effective. Toutefois, le fait que tous les autres castrats, fixes puis débités en coupes, ont, pour la plupart, été bien opérés et ne présentent pas de régénérats des glandes génitales, permet d'assurer qu'il en est de même pour la majorité au moins des individus encore vivants. Il est par conséquent certain que les castrats totaux ne se distinguent des entiers par aucune particularité extérieure, ni par leur comportement. Lorsque leurs caractères sexuels somatiques sont développés, ils manifestent une ardeur génitale que l'absence de gonades ne paraît pas affaiblir; ils s'accouplent d'une manière normale, et aussi souvent, semble-t-il, que les entiers. Toutefois, en général, ils ne sécrètent pas de cocon. J'ai pourtant vérifié, par des coupes histologiques, que la structure du clitellum des castrats était normale. Je poursuis encore l'étude des deux couples qui ont fourni des cocons, d'apparence normale, mais dépourvus d'œufs. On peut faire, au sujet des individus qui ont sécrété des

encours des hypothèses variées, par exemple qu'ils présentent un petit régénérat des ovaires, qui a déclenché le fonctionnement du clitellum; mais seules des expériences apporteront des éclaircissements. Je ne manquerai pas de les entreprendre.

Non seulement les caractères sexuels somatiques des castrats se développent, et, pour la plupart, fonctionnent comme chez les entiers, mais, et ce fait est en apparence paradoxal, leur développement et leur possibilité de fonctionner s'étendent sur une période anormalement longue. Dans certains cas, le clitellum est resté développé *17 mois* au lieu de 4 à 6 mois en moyenne chez les entiers, et tout conduit à penser que cette durée sera notablement dépassée chez plusieurs sujets. Je reviendrai plus loin, à propos de l'influence de la nutrition, sur ce fait inattendu, et j'en montrerai l'importance en l'expliquant.

B. — CASTRATIONS PARTIELLES

Technique. — Il n'est pas nécessaire de donner une description spéciale des techniques de castration partielle. Elles sont identiques à celle des castrations totales, l'opération étant restreinte aux organes que l'on désire enlever.

J'ai effectué, voir p. 211, plusieurs centaines de castrations partielles, et j'ai accumulé sur les opérés une masse considérable de documents. Je donnerai ci-dessous l'histoire d'un petit nombre de mes sujets seulement, pour montrer qu'elle confirme les résultats des castrations totales, et pour en tirer quelques éclaircissements sur la physiologie des organes génitaux. Les données histologiques sont également résumées, et réduites à l'essentiel. J'en donnerai le détail dans le mémoire histologique annoncé.

Série M (ablation des ovaires).

Dans tous les cas où la nutrition a été suffisante, les C. s. s. se sont développés normalement, comme chez les entiers. Un assez grand nombre de sujets de cette série ont été sous-alimentés pendant une longue période, puis suralimentés. On trouvera quelques-unes de leurs histoires au chapitre : expériences sur la le rôle de la nutrition.

M 63. *A. longa*.

- 24- 3-26 Opération. *C. s. s. maximum*
 Nourri de terreau seul, donc sous alimenté, jusqu'au
 2- 6-27. Très réduit, petit, noirâtre. *C. s. s.* complètement régressés ;
 aspect infantile. Poids : 1 gr. 31.
 20- 7-27. Enroulé. *C. s. s.* stationnaires.
 3-11-27. *N* (feuilles de tilleul) ++. *C. s. s. maximum*. Poids : 4 gr. 6.
 9-12-27. Fixé par BOUIN-HOLLANDE.

Examen histologique de région génitale : *C. s. s.* structure normale. Tout l'appareil génital mâle est en plein fonctionnement, comme chez les entiers : Testicules dont les bords se dissocient activement en groupes de gonies. Vésic. sémin. énormes, bourrées d'éléments séminaux à tous les stades. *P♂* très développés, couverts de spermatozoïdes. Epididymes et canaux déférents très développés. *P♀* très développés, formés de grandes cellules, à cytoplasme abondant, à riche ciliature (Pl. VII, fig. 59). Réc. ovar. normalement développés. *Pas trace d'ovaire*.

M 90. *A. terrestris*.

- 29-10-26. Opération. *C. s. s.* en développement.
 10-11-26. Mis sur la terre. *C. s. s.* stationnaires.
 29- 1-27. *N++*. *C. s. s. maximum*
 11- 7-27. Enroulé. *C. s. s.* régressés.
 3-11-27. *N++*. *C. s. s. max.* (pour la seconde fois)
 8-12-27. Fixé par BOUIN-HOLLANDE.

L'examen histologique des coupes de la région génitale révèle exactement les mêmes faits que celui de M 63. Les figures 64 et 65 de la planche VII sont des photographies de deux coupes des segments génitaux de M 90. La première passe un peu au-dessus de la chaîne nerveuse. On y reconnaît les 4 testicules, les 4 *P♂*, mais on n'y trouve pas trace d'ovaire. La seconde coupe est plus dorsale et tranche le tube digestif en son milieu. On y distingue les vésic. sémin. 4 dans le 9^e segm. (noter le pédicule de la vés. sémin. g. 1) et une partie des vésic. sémin. 4 dans le 12^e segm.

Malgré l'absence de l'ovaire, l'appareil génital mâle dans sa totalité est exactement au même état de développement maximum que chez les entiers. Il en est de même des parties accessoires de l'appareil génital femelle (*P♀* et réc. ovar.). *Le développement de toutes ces parties, en particulier la maturité des testicules, est donc indépendant de l'ovaire.*

Série F (ablation des testicules).

Comme dans la série précédente, dans tous les cas où la nutrition a été suffisante, les *c. s. s.* se sont normalement développés. Voici quelques histoires typiques.

F 44. *A. longa*.

7-5-26. Opération. *C. s. s.* en régression.

30-7-26. Enroulé. *C. s. s.* régressés. Sous-alimenté (nourriture de terreau seul) jusqu'au

21-5-27. Enroulé (donc pour la seconde année en captivité). *C. s. s.* régressés.

3-11-27. *N++*. *C. s. s. maximum*.

10-12-27. Fixé par BOUIN-HOLLANDE. *C. s. s. maximum*.

Examen des coupes de région génitale. *C. s. s.* structure normale. Dans le 10^e segm. à gauche, un très petit régénérat de testicule, encore non fonctionnel ; rien à droite. Pas trace d'éléments séminaux dans ce segm. ; *P♂* de ce segm. très développés, mais *nus*, sans spermatozoïdes. Vésic. sémin. 1 et 3, qui desservent ce segm., *vides*. Au contraire, dans le 11^e segm. à gauche grand régénérat de testicule, dont les bords se dissocient activement. *P♂* de ce segm. très développés et couverts de spermatozoïdes. Vésic. sémin. 2 et 4, qui desservent ce segm., renfermant des éléments séminaux à tous les stades. — Dans le 11^e segm. à droite, un régénérat de testicule à évolution intersexuée, renfermant dans son parenchyme, outre des spermatogonies, des ovocytes en pleine croissance. — Ovaires normaux, avec tous les stades et nombreux très gros ovocytes. *P♀* très développés ; réc. ovar. très développés, richement irrigués, renfermant d'assez nombreux œufs.

F 67. *A. longa*.

18-10-26. Opération. *C. s. s.* en développement.

5-7-27. Enroulé. *C. s. s.* régressés.

3-11-27. *N++*. *C. s. s. maximum*.

8-12-27. Fixé par BOUIN-HOLLANDE. *C. s. s. maximum*.

Etude des coupes de la région génitale : *C. s. s.* structure normale. *Pas trace de testicules*, pourtant développement normal des autres parties de l'appareil génital mâle : *P♂* très grands, formés de grandes cellules, à cytoplasme abondant et riche ciliature, mais *nus*, sans spermatozoïdes ; épидидymes et canaux déférents normaux ; vésic. sémin. toutes bien développées, normales, mais *vides*. *Pas trace d'élément séminal nulle part*. Développement normal de l'ovaire, des *P♀* et des réc. ovar., qui renferment de nombreux œufs.

F 69. *A. longa*.

18-10-26. Opération. *C. s. s.* peu développés.

5-7-27. Enroulé. *C. s. s.* régressés.

3-11-27. *N++*. *C. s. s. maximum*.

9-12-27. Fixé par BOUIN-HOLLANDE. *C. s. s. maximum*.

Etude des coupes de la région génitale. *C. s. s.* structure normale. Petit régénérat, pas encore fonctionnel (dont les bords ne se dissocient pas) du testicule dr. du 11^e segm. Pas trace des autres. *Pas trace d'élément séminal nulle part*. *P♂* très développés, mais *nus*. Vésic. sémin. bien développées, mais *vides*. Ovaires, *P♀* et réc. ovar. normalement développés ; ces derniers renferment de nombreux œufs.

L'étude des animaux de cette série montre qu'en l'absence de testicules, ou s'il n'existe que des régénérats de ces organes

dont les bords ne se dissocient pas en groupes de gonies, *on ne rencontre nulle part trace d'éléments génitaux* ♂. En particulier, les vésicules séminales sont toujours vides : elles ne sauraient donc être considérées comme des « grands testicules », et la singulière opinion de BUGNION et POPOFF, que j'ai exposée plus haut, est ainsi expérimentalement démontrée fausse. On a vu qu'elle ne reposait d'ailleurs sur rien.

Les sujets de la série F démontrent en outre que *le fonctionnement de l'appareil génital femelle ne dépend pas des testicules*.

Série V (ablation des vésicules séminales).

Dans ce cas encore, toutes les fois que les animaux ont absorbé une quantité suffisante de nourriture, ils ont présenté un développement normal de leurs caractères sexuels somatiques. Je résume ci-dessous l'histoire d'un petit nombre de sujets de cette série.

V 12. *A. longa*.

1- 6-26. Opération. *C. s. s.* régressés

Sous-alimenté (nourriture de terreau seul) jusqu'au

19- 7-27. Extrêmement réduit, aspect infantile. *C. s. s.* régressés.

Réalimenté : feuilles de tilleul.

3-11-27. *N+++* A beaucoup grossi. *C. s. s. maximum*.

9-12-27. Même état. Fixé par BOUIN-HOLLANDE.

Examen des coupes de région génitale. *C. s. s.* structure normale. Testicules volumineux ; dissociation intense en groupes de gonies. *P*♂ très grands, couverts de spermatozoïdes *Vésic. sémin.* 3 dr., 4 g. et dr. régénérés, assez grandes, bourrées d'éléments séminaux à tous les stades. Pas trace des autres *vésic. sémin.* — *Tous les stades de la spermatogénèse en abondance dans le coelome* des segments génitaux mâles, en particulier dans tous les replis de la paroi du corps ou des dissépiments. Ovaires, *P*♀ et *rec. ovar.* très développés, normaux ; ces derniers renferment des œufs.

V 24. *A. longa*.

Histoire comparable en tout point à la précédente.

V 44. *A. longa*.

19-10-26. Opération. *C. s. s.* en développement.

29- 7-27. Enroulé. *C. s. s.* régressés.

4-11-27. *N+++*. *C. s. s. maximum*. Fixé par BOUIN-HOLLANDE.

Examen des coupes de la région génitale. *C. s. s.* structure normale. Testicules normaux, dont les bords se dissocient activement. *P*♂ couverts de spermatozoïdes, mais pas sur toute leur surface. Régénérats assez gros

des vésic. sém. 3 g. et dr. et 4 dr., bourrés d'éléments séminaux à tous les stades. — Abondance, dans le cœlome des segm. génitaux mâles, de tous les stades de la spermatogénèse. Ovaires, P♀ et réc. ovar. très développés, normaux, ces derniers renfermant des œufs.

V 47. *A. longa*.

19-10-26. Opération. C. s. s. en développement.

10-11-26. C. s. s. stationnaires.

4- 1-27. N++. C. s. s. *maximum*.

29- 7-27. N+. C. s. s. en régression.

1-11-27. N+++. C. s. s. *maximum*. Fixé par BOUIN-HOLLANDE.

Examen des coupes de la région génitale : C. s. s. structure normale. Testicules normaux, mais dissociation très faible des extrémités. *Petits* régénérats des vésic. sém. 2 dr. et g. renfermant un petit nombre de groupes de spermatogonies ; des groupes analogues dans le cœlome. P♂ très développés, mais nus. — Ovaires, P♀ et réc. ovar. très développés, ce dernier renfermant des œufs.

V 49. *A. longa*.

Histoire identique à celle de V 47 jusqu'en janvier 1927, après quoi l'animal a disparu.

V 50. *A. longa*.

19-10-26. Opération. Puberté.

10-11-26. N++. C. s. s. stationnaires.

4- 1-27. N++. C. s. s. *maximum*.

1- 4-28. N+. C. s. s. en régression. Autopsié à cette date sous un fort grossissement du microscope binoculaire. Testicules en bon état sauf un, qui paraît manquer. Minuscules régénérats de vés. sémin. 3 dr. et g. et, peut-être de 4 g. Les néphridies des 10^e et 11^e segm., enlevées en totalité ou en partie, n'ont pas régénéré

L'étude des sujets de la série V révèle donc que la spermatogénèse peut s'effectuer en totalité dans le cœlome. Les vésic. sémin. ne sont donc pas indispensables. Elles paraissent pourtant jouer un rôle dans la nutrition des éléments séminaux, car ceux-ci ne sont jamais si nombreux dans le cœlome que dans les vésicules séminales, et, chez les individus qui possèdent des régénérats de vésic. sémin., la masse des éléments séminaux semble être d'autant plus considérable que les régénérats, plus volumineux, ont pu en loger le plus grand nombre possible au lieu de les laisser évoluer dans le cœlome.

Le cas de V 47, qui n'est pas isolé, semble indiquer qu'exceptionnellement la maturité des testicules peut être en retard sur celle de l'ovaire. Il est vrai qu'il peut y avoir là une influence du traumatisme opératoire.

Enfin, les cas de V 47, V 49 et V 50 présentent un intérêt spécial. Chez ces animaux, en effet, l'ablation totale des vésicules séminales n'a provoqué aucune régression des *C. s. s.*, mais un simple et assez bref arrêt pendant la convalescence. Dès la guérison, le développement de ces caractères sexuels somatiques a repris, et a vite atteint son maximum, avant que les dissépiments lésés aient eu le temps de cicatriser complètement, donc avant que les vésicules séminales aient pu régénérer. Plusieurs mois et même (V 47) plus d'un an après l'opération, on n'a trouvé en effet que de minuscules régénérats d'un petit nombre de ces organes. *Une influence des vésicules séminales sur le développement des caractères sexuels somatiques peut donc être définitivement écartée.*

Série O (ablation des testicules et des vésicules séminales).

Les animaux de cette série, comme ceux des séries précédentes, ont toujours présenté un développement normal des caractères sexuels somatiques lorsqu'ils ont été suffisamment nourris. Pour être bref, je ne cite que deux exemples.

O 27. *A. longa*.

22-10-26. Opération. *C. s. s.* en développement.

9-11-26. *N.* nulle. *C. s. s.* stationnaires.

29- 1-27. *N+++*. *C. s. s.* beaucoup plus développés.

9- 6-27. Insuffisamment nourri. *C. s. s.* régressés.

3-11-27. *N++++*. *C. s. s.* maximum. Fixé par BOUIN-HOLLANDE.

Etude des coupes de la région génitale. *C. s. s.* Structure normale. *Pas trace de testicules ni de vésicules séminales.* Pas trace de *P♂* dans le 40^e segm., *P♂* du 11 segm. très développés, mais nus. Ovaire, *P♀* et *rec. ovar.* très développés, normaux, ce dernier avec des œufs. Les figures 66 et 67 de la planche VII sont des photographies de deux de ces coupes. Elles sont un peu obliques par rapport au plan frontal. La première passe un peu au-dessus de la chaîne nerveuse, au niveau des ovaires (*ov.*) : on voit l'insertion de l'ovaire gauche sur le dissépiment 12-13. La coupe de la photographie 67 est plus dorsale, et passée au même niveau que la coupe de M 90 qui est représentée par la fig. 65.

O 29. *A. longa*.

Histoire analogue à celle de O 27. L'animal a été, après le développement maximum des *C. s. s.*, atteint après castration, autopsié sous le microscope. Il ne présentait pas trace de régénération des testicules ni des vés. sem.

O 34. *A. longa*.

30-40-26. Opération. Puberté.

9- 6-27. $N+$. *C. s. s.* un peu régressés.

29- 7-27. $N++$. *C. s. s.* en plein développement.

3-11-27. $N++$. *C. s. s.* maximum. Fixé par BOUIN-HOLLANDE.

Examen des coupes de la région génitale. *C. s. s.* histologie normale.

Pas trace de testicules. $P\sigma$ du 11^e segm. seuls présents, très développés, mais nus. Vés. semin. également absentes, sauf un petit régénérat, vide, de vés. sém 3 dr. Appareil génital femelle normalement développé.

L'étude des opérés de la série O montre que l'ensemble de l'appareil génital femelle passe par une période d'activité normale au moment du développement du clitellum, malgré l'absence totale des testicules et des vésicules séminales. *L'appareil génital femelle est donc complètement indépendant de l'appareil génital mâle.*

En outre, des cas comme ceux de O 27 et de O 29 confirment que les vésicules séminales ne sont pas nécessaires pour le développement complet et normal des caractères sexuels somatiques.

**Série T (ablation des ovaires¹ et des vésicules séminales :
les testicules subsistent seuls).**

Les opérés de cette série, comme ceux des séries précédentes, ont toujours présenté un développement normal des caractères sexuels somatiques lorsqu'ils ont été convenablement nourris. Je ne résume qu'une seule histoire, celle de

T 15. *A. terrestris*.

25-40-26. Opération. *C. s. s.* presque maximum.

4-11-27. $N++$. *C. s. s.* maximum. Fixé par BOUIN-HOLLANDE.

Examen des coupes de la région génitale. Testicules normaux, en activité (dissociation des extrémités). $P\sigma$ couverts de spermatozoïdes, très développés. Vésic. semin. 2 g. et 3 d. un peu régénérées, renfermant des éléments séminaux à tous les stades. *Spermatogénèse abondante (tous les stades) dans le cœlome.* Pas trace d'ovaire.

Les sujets de la série T suggèrent des réflexions analogues à ceux de la série V et de la série M. Leur opération était d'ailleurs la somme des opérations V et M.

**Série S (ablation des testicules et des ovaires,
les vésicules séminales subsistant seules).**

Développement constant des caractères sexuels secondaires chez les individus S convenablement nourris.

S 2. *A. terrestris*.

6-7-26. Opération. Extrême début de puberté.

26-10-26. $N+++$. *C. s. s. maximum*.

9-6-27. *N* insuffisante. *C. s. s.* régressés.

3-11-27. $N+++$. *C. s. s. maximum*.

Examen des coupes de la région génitale : *Pas trace de testicules, ni d'ovaires*. $P\sigma$ très développés, mais nus. Vés. sémin. bien développées, mais vides. *Aucune trace d'éléments génitaux nulle part*. $P\varnothing$ et *rec. ovar.* normalement développés. *C. s. s.* structure normale.

S 16. *A. terrestris*.

Histoire analogue à celle de S 2.

Examen des coupes de la région génitale : Régénération du testicule droit du 11^e segm. vésic. sémin. bien développées, mais peu garnies (1 seul testicule présent, et incomplet). Tous les stades de la spermatogénèse. $P\sigma$ couverts de spermatozoïdes.

Les animaux de cette série suggèrent les mêmes réflexions que ceux de la série *F* et de la série *M*.

Résultats généraux fournis par les castrations partielles.

Les castrations partielles confirment d'abord tous les résultats des castrations totales : le développement cyclique des caractères sexuels somatiques est indépendant de toutes les glandes génitales et de leurs annexes directes. Le développement cyclique des pavillons génitaux mâles et femelles est lui aussi, indépendant des glandes génitales et des vésicules séminales.

Les castrations partielles permettent en outre d'affirmer que les testicules, découverts par HERING, sont correctement nommés : seuls ils renferment un épithélium germinatif mâle. Il s'en détache, au moment de la maturité génitale générale, de très nombreux groupes mûriformes de spermatogonies, qui tombent dans le cœlome et peuvent y évoluer en l'absence de vésicules séminales. Mais, si ces derniers organes sont présents, les éléments séminaux vont s'accumuler dans les vésicules séminales, qui les logent et contribuent sans doute à leur nutri-

tion, car la masse totale des éléments séminaux paraît, chez les opérées, d'autant plus grande que les vésicules séminales sont plus nombreuses et plus développées.

En l'absence de testicules, au contraire, on ne trouve jamais trace nulle part d'éléments séminaux. Les vésicules séminales ne sont donc certainement pas de « grands testicules », comme le prétendaient, d'ailleurs sans raison sérieuse, BUGNION et POPOFF.

Enfin, l'étude des castrats partiels montre que l'appareil génital mâle et l'appareil génital femelle, dont la maturité coïncide en grande partie dans le temps, sont néanmoins capables chacun de passer par une période de maturité normale en l'absence de l'autre : *il n'y a pas de relation physiologique importante entre testicules et ovaires.*

Toutes ces notions sont entièrement nouvelles, et reposent sur une base expérimentale solide.

C. — CONCLUSIONS GÉNÉRALES SUR LES RÉSULTATS DES EXPÉRIENCES DE CASTRATION

Les castrations totales et partielles, qui sont en général définitives, permettent d'établir que le développement et l'évolution cyclique de tous les caractères sexuels somatiques (clitellum, tubercules de la puberté, papilles clitellaires ventrales, lèvres glandulaires des orifices génitaux mâles, coussinets glandulaires de la région génitale), sont indépendants des organes génitaux (testicules, vésicules séminales, ovaires et réceptacles ovariens).

Les castrations partielles démontrent en outre que chacune des parties des organes génitaux (testicules, vésicules séminales, pavillons génitaux mâles ; ovaires, réceptacles ovariens, pavillons génitaux femelles) est capable de parcourir son cycle normal de développement et de régression en l'absence de n'importe laquelle, ou même de la totalité, des autres parties.

Il y a donc une indépendance complète, du point de vue de leur déterminisme, entre toutes les parties des organes génitaux, et toutes celles des caractères sexuels somatiques.

Les observations anatomiques montrent pourtant que les cycles d'évolution de tous ces organes sont toujours liés dans

le temps, et de la même façon. Ils sont donc tous conditionnés par un même facteur, c'est-à-dire, puisque ces organes sont disséminés dans diverses régions du corps, par un facteur d'ordre général, qui subit des variations cycliques.

Quel peut être ce facteur? Pour essayer de le connaître, j'ai pris comme réactifs les différents caractères sexuels somatiques, et je les ai transplantés sur des individus parvenus à une phase différente de leur cycle sexuel, c'est-à-dire chez lesquels le facteur général inconnu était à un état différent. Quelle a été l'évolution des greffons sur ces nouveaux milieux? C'est ce que j'expose dans le chapitre suivant, consacré à l'étude de ces transplantations.

CHAPITRE V

EXPERIENCES DE TRANSPLANTATION

I. — Historique.

La transplantation de caractères sexuels secondaires a été peu pratiquée. Pour établir la nature hormonique des corrélations entre les glandes génitales et le soma, chez les Vertébrés, les auteurs ont effectué généralement des greffes hétérotopiques de glandes génitales plutôt que de caractères sexuels secondaires. Pourtant HARMS (1912, *a*), chez la Grenouille, Mlle K. PONSE (1926) chez le Crapaud, ont transplanté les coussinets des pouces des mâles hors de leur place normale ; BRESCA (1910) chez des Tritons a transporté sur le dos de mâles des fragments de peau prélevés à des femelles dans la région médiane dorsale ; CARIDROIT (1925) a effectué, chez le coq, la greffe autoplastique de la crête.

Chez les Lombriciens, les caractères sexuels somatiques externes dépendent tous de la peau, et les greffes de peau ont été pratiquées chez ces animaux par plusieurs auteurs. D'abord par JOEST (1897), qui greffait de la peau banale et constatait la possibilité des greffes hétéroplastiques. La greffe de la peau — ou plutôt, naturellement, de toute la paroi du corps — a été pratiquée à une beaucoup plus large échelle par H. LEYPOLDT (1910), dans le même laboratoire que JOEST. LEYPOLDT a réalisé, en particulier, la greffe de fragments de région clitellaire, prélevée sur un jeune, dans la partie antérieure d'un autre animal. Il désirait savoir « si ces morceaux transplantés se développeraient en un clitellum dans une région où n'a lieu dans les circonstances ordinaires aucun développement du clitellum ». Malheureusement, ses méthodes d'élevage (probable-

ment celles de JOEST) étaient insuffisamment perfectionnées [l'auteur déclare (*loc. cit.*, p. 47) que « les Lombriciens se développent très mal en captivité »]. Aussi reconnaît-il n'avoir obtenu « qu'un seul résultat satisfaisant ». Je résume ici ce qui est relatif à ce cas unique.

Un morceau de région clitellaire, prélevé sur un jeune *Lumbricus terrestris*, est transplanté sur un autre jeune de la même espèce. La greffe prend fort bien. Le porte-greffe grandit et, quelques mois après l'opération, commence à manifester le développement de son clitellum. En même temps, l'ébauche de clitellum greffée qu'il porte se développe et prend les caractères de la région clitellaire. L'animal est fixé avant le développement complet de la ceinture, mais des coupes histologiques montrent que le greffon avait, effectivement, commencé à évoluer en clitellum, comme le faisait prévoir son aspect extérieur.

LEYPOLDT cite deux expériences analogues entreprises sur de jeunes *Helodrilus longus* (= *Allolobophora longa*), qui n'ont donné aucun résultat bien que les animaux aient été conservés respectivement plus de 19 et plus de 18 mois. L'auteur attribue ses insuccès au fait que, en général, les jeunes de cette espèce ne grandissent pas en captivité.

L'auteur conclut de ses expériences (conduites parallèlement à des transplantations de peau de régénérats) que des morceaux de peau non développés, transplantés dans une région du corps différente de celle d'où ils proviennent, « se développent là de la manière qui est pour eux caractéristique. Leur développement n'est pas influencé par les parties environnantes d'une autre nature ; il serait donc à considérer, au sens de Roux, comme une autodifférenciation et non comme une différenciation corrélative ».

Le point de vue auquel je me suis placé n'a donc pas été envisagé par LEYPOLDT. Son unique expérience valable a montré la différenciation simultanée du clitellum chez le porte-greffe et dans le greffon. Elle laisse donc entrevoir la possibilité d'un déterminisme humoral du développement du clitellum. Mais, comme elle est unique, elle laisse aussi subsister la possibilité d'une simple coïncidence, le développement du clitellum étant autonome.

II. — Recherches personnelles.

Plan des recherches.

Mes propres expériences ont été entreprises sur une plus grande échelle et, en outre, elles ont porté sur tous les caractères sexuels somatiques externes. Elles ont donc été de plusieurs types.

a) *Transplantations des parties dorsale et latérales du clitellum*, de la ceinture proprement dite.

b) *Transplantations de la partie ventrale du clitellum* (tubercules de la puberté et papilles clitellaires ventrales).

c) *Transplantations des lèvres glandulaires qui bordent les orifices génitaux mâles.*

d) *Transplantations des coussinets glandulaires de la peau ventrale de la région génitale.*

Technique des transplantations. — Historique.

JOEST prélevait les greffons sur des animaux non anesthésiés et les assujettissait, au moyen de 4 à 6 points de suture à la soie, dans une ouverture de même taille pratiquée sur le porte-greffe.

LEYPOLDT ne parle pas du donneur. Mais il précise que le porte-greffe, dont le tube digestif avait été vidé par un séjour sur papier filtre humide, était endormi dans l'eau saturée de chloroforme (méthode de Joest). L'ouverture destinée à recevoir le greffon était toujours située dans la partie antérieure et dorsale du porte-greffe. Le greffon, dont la taille variait de 4 à 20 mm², était fixé par 6 à 10 points de suture, qui tombaient spontanément au bout de 1 à 4 jours. Les opérés étaient conservés sur papier filtre mouillé, puis reportés sur la terre après 1 ou 2 mois.

Technique personnelle.

Greffe de la partie dorsale du clitellum. — Les greffes de partie dorsale du clitellum ont été effectuées à la fois sur *Allobophora terrestris*, Sav., *A. longa*, Ude et *Lumbricus terres-*

tris, L. ; toutes les autres greffes sur les deux grandes espèces d'*Allolobophora* seulement.

Les animaux, choisis vigoureux et exempts de tares visibles, sont conservés pendant 2 ou 3 jours sur des chiffons humides, pour que l'intestin se vide au moins partiellement.

Avant l'opération, les caractéristiques des animaux, notamment l'état des caractères sexuels somatiques, sont notés soigneusement, et schématisés par un croquis, sur un cahier spécial pour chaque type d'expérience.

La table d'opération et les instruments sont préparés exactement comme pour les castrations, moins le cautére et les pinces à griffes coudées, qui sont inutiles pour les greffes. Par contre, une pince à griffes droite, d'un très petit modèle, est utile pour saisir les greffons, fort glissants.

L'anesthésie des sujets est obtenue au moyen de solutions d'éther ou de chloroforme identiques à celles que j'ai indiquées pour les castrations. Une résolution musculaire complète est indispensable chez les futurs porte-greffes. *Allolobophora longa* porte greffe doit donc être anesthésié à l'éther, pendant une vingtaine de minutes. La même espèce, mais choisie comme donneuse de greffon, et *A. terrestris*, peuvent être anesthésiés soit par l'éther, soit par le chloroforme. *Lumbricus terrestris* doit l'être toujours par le chloroforme (l'éther lui étant fatal).

Je décris, comme type, la transplantation de la partie dorsale du clitellum chez *Lumbricus*. J'indiquerai ensuite les modalités particulières aux autres opérations.

Il s'agit de greffer sur le dos de *Lumbricus terrestris* adulte et en pleine activité génitale un fragment prélevé dans la région clitellaire d'un jeune, dont la ceinture n'est pas même encore indiquée. Les futurs opérés ont d'abord été placés par couples (adulte et jeune) dans des pots de verre, et leur état a été noté.

J'endorms d'abord le donneur (ici, le jeune) dans une solution refroidie de chloroforme à 2,5 0/00 en volume, pendant 1 minute $3/4$ à 2 minutes. Puis je le lave soigneusement. L'opération a lieu sous un microscope binculaire de Greenough à un grossissement de 40 diamètres. Comme rien ne marque la place du futur clitellum, il faut compter les segments pour repérer les anneaux clitellaires (32 à 35). L'animal est placé sur le ventre, le dos tourné vers l'opérateur. Je prélève ensuite un greffon aussi grand que possible (pour qu'il ait une capacité de survie assez grande). Pour faciliter la régénération du clitellum, je laisse d'ordinaire au donneur le dernier segment clitellaire, et je détache toute la moitié dorsale de la paroi du corps dans les segments 31 à 36 (inclus), c'est-à-dire sur une longueur de 6 segments. Le greffon obtenu ainsi, de forme à peu près carrée, est laissé en place pendant qu'on prépare son insertion sur le porte-grefte. Pour éviter la dessiccation, le porte greffe est recouvert par de petites plaques de colon mouillé stérilisé ; je prends soin qu'elles ne touchent pas le corps dans la région opérée.

Le porte-grefte est alors anesthésié à son tour dans la même eau chloro-

forinée que le donneur, mais un peu plus longtemps (2 minutes $1/4$ à 2 minutes $1/2$). Il est ensuite bien lavé, porté sous le microscope, à côté du donneur, et je pratique sur lui, dans la paroi dorsale du corps une ouverture carrée *un peu plus petite que le greffon* (Celui-ci exercera sur les bords de l'ouverture où on l'aura assujéti une faible pression, favorable à la prise de la greffe).

Je transporte alors le greffon à la place qui lui est destinée, et je le fixe par 8 points de suture, un à chacun des 4 angles et un au milieu de chaque côté. Les sutures sont faites au fil d'argent de 0 mm. 13 de calibre et ont la forme d'« épingles de sûreté » que j'ai décrite à propos des castrations totales. Elles ne pénètrent pas en profondeur à plus de la moitié de l'épaisseur de la couche musculaire.

Je prends soin qu'elles ajustent exactement l'une à l'autre les faces à souder du greffon et du porte-grefe, la peau correspondant à la peau et le muscle au muscle. Je les serre assez fort car le tissu coïncé dans la boucle du fil se détruit assez vite, de sorte qu'elles se relâchent. Enfin, ces sutures doivent être aussi petites que possible. Les points *a* antérieur et postérieur (fig. 17) peuvent ne prendre qu'un demi-millimètre du greffon et autant du porte-grefe. Les points *c* latéraux doivent avoir une taille double et les points des angles, *b*, une taille intermédiaire aux deux autres.

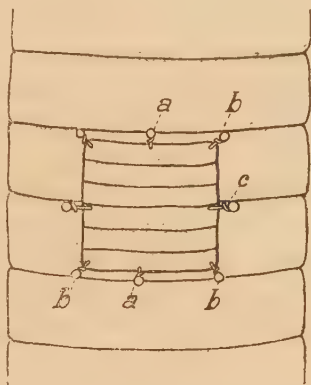


Fig. 17. — Schéma de la disposition et de la taille des points de suture dans une greffe de la partie dorsale du clitellum (donneur infantile, porteur adulte). Explications dans le texte.

Les greffes de la partie dorsale du clitellum sont assez faciles à exécuter. La principale difficulté est de ne pas léser le tube digestif au cours du prélèvement du greffon ou de l'exécution, sur le porte-grefe, de l'ouverture qui le recevra. Si le tube digestif est percé, si peu que ce soit, il faut jeter l'animal, nettoyer les instruments, et recommencer l'opération sur un autre sujet. En effet, le liquide contenu dans l'intestin, que ce dernier soit plein ou vide, exerce sur les tissus de l'animal une action corrosive. Sur la peau cette action se manifeste presque immédiatement par des soulèvements de la cuticule, qui délimitent de larges vésicules pleines d'un liquide opalescent. La peau se mortifie ensuite et il se forme des plaies malignes. Le greffon, atteint, meurt en quelques jours sans avoir manifesté même un début de prise sur le porteur, et ce dernier, affligé

d'une plaie béante et infecte, meurt à son tour. L'expérience suivante est, de ce point de vue, fort suggestive. On pratique sur un ver vigoureux deux blessures distantes de 5 ou 6 segments, toutes deux dans la partie dorsale en avant du clitellum. L'une comprend uniquement la paroi du corps. L'autre, de même taille, perce légèrement le tube digestif (qu'on a eu soin de vider au préalable au moins partiellement). La première blessure se ferme spontanément en quelques jours, et bientôt, la cicatrice même en est difficile à voir. L'autre, même si on a eu soin d'en rapprocher les bords par un ou plusieurs points de suture, même si le tube digestif ne renfermait aucune particule solide, prend un aspect tel qu'on la croirait brûlée par un acide, suppure, ne guérit qu'après un temps très long, et laisse une large cicatrice. L'action corrosive des liquides intestinaux explique le pourcentage considérable des insuccès dans les opérations sur les Lombriciens qui comportent une lésion du tube digestif. Je ne crois pas qu'elle ait encore jamais été signalée. J'ajoute enfin une dernière remarque à propos des greffes de la partie dorsale du clitellum : il faut une certaine habitude pour exécuter des points de suture très petits et très serrés sans déchirer les tissus, qui sont assez mous chez *Lumbricus*.

Les opérés, donneur et porte-greffe, sont conservés séparément dans les pots en verre, garnis de papier-filtre mouillé et stérilisés, que j'ai décrits à propos des castrations. La guérison est fort rapide, comme l'activité du métabolisme chez *Lumbricus* permettait de le prévoir. Chez le porteur, les points de suture doivent être tous tombés (il ne faut jamais essayer de les enlever) au bout de 3 ou 4 jours. Si l'opération a été très bien faite (points de suture bien ajustés et très petits), ce délai peut être réduit à 24 heures. Le greffon tient alors seul, et la trace des points de suture est marquée par 8 lignes blanches très petites. Le ver est laissé quelques jours encore, sans être changé de pot s'il n'a pas saigné, sur le papier-filtre, qu'il mange abondamment. On peut le remettre sur la terre, dans un pot préparé comme je l'ai indiqué, au bout d'une semaine. Il mangera de grand appétit, et l'opération l'aura visiblement fort peu affecté. La trace des points de suture s'effacera peu à peu ainsi que l'étroite bande de tissu cicatriciel qui unissait le greffon au porte-greffe.

Le donneur porte une large plaie, d'abord béante. Lorsqu'il se réveille, les muscles de la région lésée se contractent de telle sorte que la plaie diminue de taille jusqu'à ce que ses bords arrivent à se toucher. Le calibre du corps à ce niveau est alors diminué de moitié, et l'on a l'impression que l'animal va se couper en deux. La plaie réduite est obturée par du tissu cicatriciel d'abord peu abondant, mais qui augmente peu à peu, de sorte que la constriction du corps diminue. Lorsque la cicatrice a atteint la même taille que le fragment enlevé, le ver a repris un profil normal. Il peut être remis sur la terre bien avant ce moment dès que la plaie n'est plus ouverte. Donneur et porte-greffe sont réunis dans un même pot.

Chez *Allolobophora*, la greffe de la partie dorsale du clitellum s'effectue de la même façon que chez *Lumbricus*. L'anesthésie, je l'ai dit plus haut, sera de nature appropriée à chaque espèce. En outre, les points de suture devront être plus grands que chez *Lumbricus* (environ le double). En effet, le métabolisme est moins actif chez *Allolobophora* que chez *Lumbricus*, les plaies se ferment plus lentement; les points de suture doivent donc pouvoir tenir plus longtemps, c'est-à-dire être plus grands.

Greffe de la partie ventrale du clitellum. — Elle s'effectue comme celle de la partie dorsale, mais, comme la peau ventrale ne prend pas très bien sur le dos, les points de suture doivent être assez grands pour tenir pendant 5 à 6 jours.

Greffe des lèvres glandulaires qui bordent les orifices génitaux mâles. — Le greffon est choisi assez grand pour posséder une vitalité suffisante et ne pas être, après sa prise, frappé de dégénérescence. J'enlève, avec les organes à greffer, la moitié ventrale de la paroi du corps dans les 14^e, 15^e, 16^e et 17^e segments. La greffe s'effectue comme la précédente.

Greffe des coussinets glandulaires cutanés de la région génitale. — Ces coussinets s'étendent sur trois segments (9^e, 10^e et 11^e) chez *A. longa*, sur trois segments (10^e, 11^e et 12^e), quelquefois quatre (le 9^e outre les trois qui le suivent), chez *A. terrestris*.

Le greffon comprend la moitié ventrale de la paroi du corps dans 4 segments : les trois qui importent, plus celui qui précède ou celui qui suit. Les points de suture sont grands (2 à 3 mm.).

Les opérés appartenant à tous les types de transplantations ont été conservés dans des pots à fleurs, et en général abondamment nourris, au moins jusqu'au moment où les caractères sexuels somatiques du porte-greffe se sont développés. A ce moment, un certain nombre d'entre eux ont été tués et préparés comme pièces de démonstration. Dans ce but, les sujets étaient d'abord anesthésiés dans une solution aqueuse faible de chloroforme (2,5 0/00 en volume), puis plongés dans le fixateur suivant :

Solution de nitrate d'urane à 2 0/0 dans l'eau distillée .	80 cm ³
Formol du commerce	20 cm ³
Acide nitrique pur	2 cm ³

Ce liquide n'est autre que le fixateur de Cajal additionné d'acide nitrique. Il fixe et tanne en quelque sorte très bien, sans modifier sensiblement les couleurs. L'acide nitrique provoque l'extension des animaux et stabilise le fixateur de Cajal qui, sans cette précaution, noircirait assez vite. — Le Cajal-nitrique a malheureusement quelques inconvénients : il a tendance à faire réapparaître dans le clitellum des animaux fixés les limites segmentaires, qui étaient complètement effacées pendant la vie ; il provoque en outre une rétraction des papilles clitellaires ventrales, et au contraire une saillie de la base des soies qui en occupent le centre, c'est-à-dire change complètement leur aspect. La plupart des animaux dont les photographies constituent les planches IV, V et VI de ce travail ont été fixés ainsi (sauf les deux castrats totaux des figures 53 à 56, fixés par l'alcool, qui a d'ailleurs des inconvénients encore plus marqués) ; il conviendra donc de tenir compte des modifications qu'ils ont subi.

J'ajoute que le Cajal-nitrique, qui m'a donné satisfaction pour la conservation *in toto*, n'est pas un fixateur histologique acceptable.

La fixation a lieu dans des tubes à essais de longueur conve-

nable. Les animaux ont toujours tendance à se courber en arc ; aussi, dès que le fixateur a fait sentir son action, je les applique par leur face ventrale contre une baguette de verre plate, et je les lie à elle en plusieurs points par de petites boucles de fil à coudre. Autant que possible, chaque anse de fil est engagée dans un sillon intersegmentaire ; mais elle peut glisser et laisser une empreinte (voir par exemple fig. 20, Pl. IV, 17^e segment). Les animaux sont maintenus ainsi pendant quelques jours. Lorsque la fixation est complète, j'enlève baguette de verre et fil, et je conserve les sujets définitivement dans le même liquide étendu de 4 ou 5 fois son volume d'eau distillée.

Passons maintenant au détail des expériences.

Greffes de la partie dorsale du clitellum.

J'ai effectué 4 séries différentes de transplantations de partie dorsale de clitellum (la vraie « ceinture »). Je les désigne toutes par les lettres *Gf* (greffes de fragments), suivies d'une fraction dont le numérateur caractérise le donneur et le dénominateur le porte-greffe. Trois séries sont composées des grands *Allolobophora longa* et *A. terrestris*. Ce sont les suivantes :

1) $Gf \frac{R}{A}$. Les deux sujets sont adultes, le donneur au repos génital (*R*) donc à clitellum régressé. Le porteur, au contraire, en activité génitale (*A*), donc à clitellum développé.

2) $Gf \frac{I}{A}$. Au moment de l'opération, donneur immature (clitellum encore à l'état d'ébauche) ; porteur adulte (*A*), à l'activité ou au repos génital suivant les cas.

3) $Gf \frac{A}{I}$. Au moment de l'opération, donneur adulte (*A*), toujours au repos génital ; porteur immature.

La quatrième série porte sur *Lumbricus terrestris* ; elle est, pour cette espèce, l'équivalent exact de la série 2. Je la désigne par (4) $Gf \frac{I}{A}$.

Je résume dans les pages qui suivent l'histoire d'un certain nombre de sujets de chaque catégorie.

J'emploie les mêmes abréviations que pour les castrats (voir p. 222).

Je rappelle les principales, et j'en ajoute quelques nouvelles :

Cl = clitellum (partie dorsale) du porte-greffe.

C. s. s. = caractères sexuels somatiques en totalité

C. s. s. v. = caractères sexuels somatiques ventraux (à l'exclusion de *Cl*).

Gr. = greffon.

N = nutrition.

Max. = développé au maximum.

N+ = nutrition faible.

Rég. = régressé, ou régression.

N++ = nutrition abondante.

D. = donneur.

N+++ = ingestion d'une énorme quantité de nourriture.

P. = porteur.

dévelop. = développement.

Série Gf $\frac{R}{A}$.

Transplantations entre adultes. Opération effectuée entre donneur au repos génital, donc à clitellum régressé, et porteur en activité génitale, donc à clitellum développé.

Gf $\frac{R}{A}$ 1. Greffe homoplastique, entre deux *A. terrestris*.

12- 4-27. Opération. *D. A. terrestris Cl. Rég.*

P. A. terrestris Cl. Max.

D. meurt peu après. Reste *P.* seul.

8- 6-27 et 18- 7-27. *N.* insuffisante. *Cl. Rég.* ; *Gr. Rég.*

4-10-27. *N++*. *Cl.* début dévelop. *Gr.* début dévelop.

28- 4-28 *N++*. *Cl.* développé (pas *Max.*). *Gr.* développé exactement comme *Cl.* — Mis avec un *A. caliginosa* normal en pleine activité génitale.

26-6-28. Opéré. *N+++*. *Cl. Max.* *Gr. Max.*

Normal. Comme opéré.

Se sont accouplés et ont donné 6 cocons : 2 normaux (analogues à ceux de la fig. 52, pl. VI) ; 4 anormaux, qui sont représentés par la fotogr. 50, pl. VI. Ces derniers se composent d'un cocon normal auquel est accolé (figures de droite) un autre cocon minuscule, fripé. Si l'on décolle avec précaution le petit cocon, on voit qu'il est relié au grand par un filament fragile, reste du tube muqueux qui enveloppe les cocons au moment de la ponte. Le greffon, chez l'opéré, était éloigné de plusieurs segments du clitellum du porte-greffe, disposition analogue à celle que représentent les fig. 48 et 49 (relatives à un autre animal). Les 2 cocons normaux ont été évidemment sécrétés par l'individu normal, les 4 anormaux par l'opéré, et, dans ces derniers, le cocon principal, d'aspect normal (plein de vitellus), par le Clitellum du porte-greffe, et le petit cocon accessoire (à coque mince, pleine de vitellus), par le greffon. *Le greffon était donc fonctionnel.*

30-7-28. *Normal N+*. Régression des *C. s. s.*

Opéré. *N+*. *Cl.* début rég. *Gr.* début rég.

Les deux animaux sont toujours vivants et en observation.

Gf $\frac{R}{A}$ 2. Greffe homoplastique, entre deux *A. terrestris*.

Histoire identique à celle du précédent ; mais n'a pas été réuni à un individu normal ; n'a donc pas donné de cocon. Mort, de vieillesse semble-t-il, le 25-6-28.

Gf $\frac{R}{A}$ 5. Greffe *homoplastique*, entre deux *A. longa*.

Opération le 14-1-27. Histoire analogue en tout point à celle du n° 4 de la même série. Mêmes variations parallèles et synchrones, de *Cl.* et de *Gr.* Même accouplement avec un individu normal. *Mêmes cocons composés*.

Gf $\frac{R}{A}$ 6. Greffe *homoplastique*, entre deux *A. terrestris*.

14- 1-27. Opération. D. C. s. s. v. un peu développ. *Cl.* rég. — P. *Cl.* Max.

29- 7-27. *N.* insuffisante. D. *Cl.* rég. ; — P. *Cl.* rég. ; *Gr.* rég.

4-10-28. D. *N* + ; *Cl.* rég. ; — P. : *N* + + ; *Cl.* très développ. mais pas max. ; *Gr.* très développ. mais pas max.

19- 2-28. D. disparu, probablement mort ; P. P: *N* + *Cl.* et *Gr.* même état qu'en octobre.

28- 4-28. *N.* presque nulle. *Cl.* rég. *Gr.* rég.

25- 6-28. *N.* nulle. A dû s'enrouler. *Cl.* rég. *Gr.* rég.

L'animal est toujours vivant et en observation.

Gf $\frac{R}{A}$ 7. Greffe *homoplastique*, entre deux *A. longa*.

14- 1-27. Opération. D. C. s. s. v. un peu développ. *Cl.* rég. — P. *Cl.* Max.

29- 7-27. P. reste seul. *N* +. *Cl.* rég. *Gr.* rég.

27-10-27. *N* + + +. *Cl.* Max. *Gr.* Max. — fixé par Cajal-nitrique *in toto*.

Ce sujet a été photographié et a fourni les fig. 32 (vue dorsale) et 33 (vue latérale) de la Pl. V.

La saillie très marquée du greffon n'est pas due à un développement plus considérable que celui du clitellum du porte-greffe. J'ai expliqué au paragraphe « technique », que j'insérerais les greffons, contractés, dans une fenêtré plus petite qu'eux. Lorsqu'ils sont soudés et se développent, ils se dilatent en refoulant les segments du porteur qui le précèdent et qui le suivent, et, comme la place offerte est encore insuffisante, ils forment un bombement accentué.

Gf $\frac{R}{A}$ 8. Greffe *hétéroplastique*.

6- 4-27. Opération. D. *A. terrestris*. *Cl.* rég. — P. *A. longa*. *Cl.* Max. Le donneur meurt peu après.

18- 7-27. *N* +. *Cl.* rég. *Gr.* rég.

29-10-27. *N* + +. *Cl.* développ. mais pas Max. *Gr.* développ. mais pas Max.

22- 2-28. *N* + +. *Cl.* Max. *Gr.* Max.

28- 4-28. *N* + +. *Cl.* Max. *Gr.* Max. Mis avec un *A. terrestris* normal en pleine activité génitale.

20- 6-28. Opéré. *N* + +. *Cl.* Max. *Gr.* Max. ; — Normal. *N* + +, toujours

pleine activité génitale. — Se sont accouplés et ont donné 6 cocons : 1 *normal* (semblable à ceux de la fig. 31, pl. VI), et 5 *anormaux*, dont la photographie forme la fig. 46, pl. VI. Le cocon normal provient évidemment de l'individu normal, les anormaux de l'opéré. Ces derniers cocons se composent, comme on le voit, d'un cocon normal plein de vitellus séparé par un étranglement d'un petit cocon supplémentaire, également plein de vitellus, mais à paroi très mince. Les positions relatives du greffon et du porte-greffe étaient à peu près les mêmes que chez l'opéré précédent (voir fig. 32 et 33).

Ce cas présente un intérêt spécial. D'abord, il s'agit ici d'une *hétérogreffe*. Un fragment de clitellum d'*A. terrestris* a évolué normalement sur *A. longa*, synchroniquement au clitellum du porte-greffe étranger, et s'est développé complètement puisqu'il a fonctionné et donné un petit cocon supplémentaire. Toutefois, le greffon, développé ou régressé, apparaît marbré de taches blanchâtres, comme s'il subissait une attaque lente de la part du porte-greffe : le cocon supplémentaire a une coque très mince. Les éléments qui sécrètent cette coque doivent donc être frappés d'une dégénérescence partielle, et pas ceux qui élaborent le vitellus. L'étude histologique de ce greffon a un grand intérêt. Elle sera faite plus tard, car le sujet est toujours vivant et en observation.

Gf $\frac{R}{A}$ 13. Greffe homoplastique, entre deux *A. terrestris*.

6-4-27. Opération. D. Cl. rég. — P. Cl. Max.

29-10-27. *N*++. D. Cl. début de développement. — P. Cl. début de développement.

22-2-28. *N*+ fin d'activité génitale. Cl. encore dévelop. mais début de rég.; Gr., exactement comme Cl.

Résultats généraux fournis par la série Gf $\frac{R}{A}$.

Le greffon et la partie homologue du porte-greffe ont évolué d'une manière identique et toujours synchrone. Le nombre de cas observés est déjà assez élevé pour écarter la possibilité de coïncidences répétées. Le développement du greffon — c'est-à-dire du clitellum des Lombriciens — ne paraît donc pas être autonome, mais être au contraire sous la dépendance d'un facteur d'ordre général, qui fait sentir son effet dans tout l'organisme. Les connexions nerveuses du greffon étant anormales, ce facteur ne peut être que d'ordre humoral. Le cas n° 8 (hétérogreffe) montre que ce facteur est identique dans les espèces voisines d'un même genre.

Les réflexions que suggèrent les cocons anormaux seront exposées aux conclusions générales sur les greffes de clitellum.

Série Gf $\frac{I}{A}$.

Opération effectuée entre donneur immature, donc en prélevant l'ébauche du clitellum, et porteur adulte.

Gf $\frac{I}{A}$ 3.

15-4-27. Opération. D. immature, petit, indéterminable. — P. *A. longa*. *Cl.* Max.

Le donneur meurt peu après. Il n'est donc pas possible de savoir si l'on a affaire à une homo- ou à une hétérogrefe.

29- 7-27. *N* insuffisante. *Cl.* rég. *Gr.* rég.

4-10-27. *N*+++ . *Cl.* Max, *Gr.* Max.

22- 2-28. *N*+++ . *Cl.* Max. *Gr.* Max.

28- 4-28. *N*+. *Cl.* début rég. *Gr.* début rég.

26- 6-28 et 30-7-28. *N* nulle (enroulé). *Cl.* rég. ; *Gr.* rég.

Gf $\frac{I}{A}$ 6. Greffe homoplastique, entre deux *A. longa*.

28- 1-27. Opération. D. extrême début de puberté, donc *Cl.* encore pas développé. — P. *Cl.* Max.

29- 7-27. *N*. ? *Cl.* rég. *Gr.* rég.

13-10-27. *N*++++ . *Cl.* Max. *Gr.* Max. Fixé par Cajal-nitrique. Cet individu, très grand et fort démonstratif, a été photographié sur les 4 faces et a ainsi fourni les fig. 23 (côté droit), 24 (côté gauche), 25 (face ventrale), 26 (face dorsale) de la Pl. V. Le greffon, au lieu d'être prélevé uniquement dans le clitellum, comprenait toute la moitié droite (dorsale, latérale et ventrale) de la paroi du corps dans la région clitellaire. Il est donc constitué moitié par le vrai *Cl.*, moitié par la peau ventrale, portant les papilles clitellaires ventrales et les tubercules de la puberté. Cet animal rentre donc également dans la série *Gpv* (voir plus loin). La fig. 23 montre que la partie clitellaire du greffon (*gr.*) est bien développée au même degré que le clitellum du porte-grefe (*Cl.*). La fig. 23, comparée avec la fig. 24, montre que le reste du greffon présente bien des tubercules de la puberté prolongés vers l'avant par la nervure génitale, et les papilles clitellaires ventrales au même état que les parties homologues du porte-grefe. Les tub. de la pub., ici réunis en une bandelette continue, et la nervure génitale qui la prolonge, sont visibles sur la partie droite du greffon vu de dos (fig. 26). Enfin, sur la fig. 25 on aperçoit nettement tous les caractères sexuels somatiques ventraux d'*A. longa*, les orifices génitaux mâles (*o. g.* ♂) et femelles (*o. g.* ♀), et les deux nervures génitales (*n. g.*)

Gf $\frac{I}{A}$ 7. Greffe homoplastique, entre deux *A. longa*.

21- 6-27. Opération. D. Petit immature, donc indéterminable. — P. *A. longa* *Cl.* rég.

22- 7-27. Enroulés tous deux. D. blessure bien cicatrisée. — P. *Cl.* rég. *Gr.* bien pris, non modifié

23-10-27 Tous deux $N+++$. D. devenu adulte, pleine activité génitale, Cl. complètement régénéré, à peu près plus trace d'opération, développ. au Max. — P. Cl. Max. Gr. Max.

24-1-28. Tous deux $N+++$. Tous deux Maxim. d'activité génitale. P. : Cl. Max., Gr., Max. Se sont accouplés et ont fourni 14 cocons normaux et 12 cocons anormaux. Le porteur a été fixé, et est représenté dorsalement et latéralement dans les photographies 43 et 44 de la pl. VI. Les cocons anormaux, photographiés, ont donné la fig. 45, pl. VI, et les cocons normaux la fig. 51. Les cocons anormaux, sécrétés évidemment par l'opéré (P.) se composent d'un cocon normal auquel est relié par un *large et court* pédicule un petit cocon supplémentaire. Ces deux parties ont une coque et un contenu vitellin normal. Les cocons anormaux renferment des œufs, situés dans la partie principale, qui évoluent normalement dans le cocon principal, mais se nourrissent également du vitellus du cocon supplémentaire. On distingue ces jeunes par transparence dans les cocons *a* et *b* (fig. 45). Les embryons sont trop petits pour être visibles dans les 8 cocons suivants. Les deux derniers *c* et *d* sont vides, fripés : le jeune qu'ils contenaient est déjà sorti. Comparer ces différents cocons aux cocons normaux correspondants (fig. 51) : on distingue l'embryon dans ceux de la rangée supérieure ; ceux de la rangée inférieure sont vides. — Les cocons normaux sont, de leur côté, intéressants, car ils ont été sécrétés par un clitellum régénéré depuis peu, qui n'en a pas moins parfaitement fonctionné.

$Gf \frac{I}{A} 8, 10, 11, 12, 13, 14, 15.$

Histoire analogue à celle des animaux précédents. *Evolution identique et synchrone du greffon et du clitellum du porte-greffe.* Régénération parfaite du clitellum du donneur, lorsque ce dernier a survécu. Une partie de ces animaux est toujours en observation. D'autres ont été fixés par le Cajal-nitrique et conservés *in toto*.

Le porte-greffe de $Gf \frac{I}{A} 8$ est représenté dans les photographies 47 et 48, Pl. IV au moment de la pleine maturité génitale. Remarquer le degré identique de développement du clitellum propre et du greffon. Ce sujet s'est accouplé avec le donneur, qui avait parfaitement régénéré le clitellum enlevé, et j'ai trouvé dans leur pot le 25-1-28, 7 cocons normaux, et 6 cocons anormaux, que représente la photographie 47, pl. VI. Le clitellum du porte-greffe et le greffon sont un peu plus éloignés l'un de l'autre que chez $Gf \frac{I}{A} 7$ (fig. 43 et 44), aussi le cocon principal est-il relié au petit cocon supplémentaire par un pédicule un peu plus long que dans le cas précédent (Comparer les fig. 45, relatives à ce n° 7 de la série et la fig. 47, relative au n° 8).

Les fig. 48 et 49 (Pl. VI) sont des photographies du porte-greffe $Gf \frac{I}{A} 10$, à la fin de l'activité génitale. Le greffon (*gr.*) et le clitellum du porte-greffe (*Cl.*) sont exactement au même stade, au début de la régression.

Les figures 21 et 22 (pl. IV) sont des photographies de $Gf \frac{I}{A} 14$ vu de côté (fig. 21) et de dos (fig. 22). Le greffon (*gr.*) et le clitellum du porte-greffe (*Cl.*) sont exactement au même état, tous deux développés au maximum,

Série Gf $\frac{A}{I}$.

Greffon prélevé sur donneur adulte au repos génital (donc *Cl.* régressé), et transplanté sur la face dorsale de la partie antérieure d'un individu immature.

Gf $\frac{A}{I}$ 1. Greffe homoplastique, entre deux *A. terrestris*.

13- 5-27. Opération. D. adulte. *Cl.* rég. — P. extrême début de puberté (état comme fig. 3 et 4, pl. IV). *Cl.* encore pas trace. — Donneur meurt peu après.

22- 7-27. (P. seul). *N*+++ . A grandi, maintenant puberté marquée, *G. s.* *s. v.* commencent à se développer, *Cl.* encore pas trace. Greffon bien pris, mais toujours au repos.

4-11-27. *N*++ . *Cl.* Max. *Gr.* Max.

22- 2-28. Jeune expérimental. *Cl.* rég. *Gr.* rég.

28- 4-28. *N*+ . *Cl.* rég. *Gr.* rég.

25- 6-28. *N*++ . *Cl.* Max. *Gr.* Max.

30- 7-28. *N*++ . *Cl.* Max. *Gr.* Max.

Gf $\frac{A}{I}$ 5. Greffe homoplastique, entre deux *A. terrestris*.

13- 5-27. Opération. D. adulte. *Cl.* rég. — P. très petit immature, donc encore indéterminable. Pas trace de *Cl.* Donneur meurt peu après.

22- 7-27. (Reste P seul). *N*++ . A beaucoup grandi, mais toujours immature. *Gr.* très bien pris, mais a toujours aspect de *Cl.* non développé.

27-10-27. *N*++ . Devenu très grand. Début d'activité génitale. *G. s.* *s. v.* bien dévelop. *Cl.* début de dévelop. *Gr.* début de dévelop.

22- 2-28. Jeune expérimental depuis octobre *Cl.* rég. *Gr.* rég.

28- 4-28. *N*++ . Retour à l'activité génitale. *Cl.* en plein dévelop. *Gr.* en plein dévelop. — Réuni dans un pot avec individu normal, pleine act. génitale.

25- 6-28. Tous deux *N*++ . Tous deux Max. d'activité génitale. Opéré : *Cl.* Max., *Gr.* Max. — Se sont accouplés. 2 cocons anormaux, analogues à ceux de la fig. 43, pl. VI. Pas de cocon normal.

Ces animaux sont toujours vivants et en observation.

Gf $\frac{A}{I}$ 6.

Cas tout à fait comparable au précédent, mais greffe hétéroplastique (D. *A. terrestris*, P. *A. longa*). Développement du greffon seulement à la maturité génitale du porte-greffe, puis évolution synchrone de *Cl* et de *Gr*.

Gf $\frac{A}{I}$ 7. Greffe homoplastique, entre deux *A. longa*.

22- 6-27. Opération. D. puberté. *Cl.* pas encore dévelop. — P. Petit immature, donc indéterminable. Le donneur meurt peu après.

4-11-27. (P seul) $N++$. *Cl.* Max. *Gr.* Max.

22- 2-28. *Cl.* Max. *Gr.* Max.

26- 4-28. $N++$. *Cl.* Max. *Gr.* Max. Mis avec un *A. longa* en pleine puberté.

25- 6-28. Les deux $N++$. Tous deux maximum d'activité génitale. Opéré : *Cl.* Max. *Gr.* Max. Se sont accouplés et ont donné 8 cocons : 3 normaux, semblables à ceux de la fig. 51, 5 anormaux, dont la fig. 42, pl. VI, est une photographie. Le sujet pourvu d'un greffon a été fixé par le Cajal-nitrique au moment où le *Cl* commençait à régresser, et conservé *in toto*. Les fig. 40 et 41, pl. VI, en sont des photographies (de dos et de côté). On voit que *Cl.* et *Gr.* sont étroitement accolés. Le greffon (*gr.*) se distinguait nettement sur le vivant, par sa couleur un peu plus foncée, du clitellum du porte-greffe, et ces deux parties étaient de taille à peu près équivalente (les accolades des figures 40 et 41 sont trop courtes). Cette disposition explique la forme de concombre des cocons anormaux, sécrétés évidemment par ce double clitellum : ce sont deux cocons, l'un un peu plus grand que l'autre, largement soudés l'un à l'autre. Le plus grand provient du clitellum propre du porte-greffe, l'autre du greffon. La coque et le vitellus de ces cocons étaient normaux. Nous avons là le cas extrême de soudure des cocons.

Gf $\frac{A}{1}$ 9. Greffe homoplastique, entre deux *A. longa*.

22- 6-27. Opération. D. *Cl.* rég. — P. immature encore. Sans trace de C. s. s. donc indéterminable.

23- 7-27. D. enroulé. Plaie en cicatrisation. — P. $N++$. A grandi ; toujours immature. *Gr.* toujours rég.

3-10-27. $N+++$ tous deux. Tous deux maximum d'activité génitale. D. *Cl.* complètement régénéré. — P. *Cl.* Max., *Gr.* Max. — Trouvés accouplés — déjà dans la terre un cocon (normal). Fixés par Cajal-nitrique.

Les deux sujets ont été photographiés. Le donneur est représenté dans les figures 11 et 12, pl. IV. On voit que son clitellum est parfaitement régénéré. La partie reconstituée ne se reconnaît qu'à sa couleur, plus claire que celle des parties anciennes. Cette différence de teinte est très atténuée sur les figures. On peut pourtant y reconnaître que les parties extrêmes du clitellum (les parties anciennes), comprises entre le bord antérieur ou postérieur et la ride qui en est le plus rapprochée, sont plus colorées que la partie centrale. — Le porte-greffe est représenté par les figures 9 et 10 (de dos et de côté). Le greffon (*Gr.*), accolé au clitellum du porte-greffe (*Cl.*) s'en distingue par sa couleur (ceci est très net sur l'animal lui-même).

Gf $\frac{A}{1}$ 11. Greffe homoplastique, entre deux *A. longa*.

22- 6-27. Opération. D. *Cl.* rég. — P. immature.

23- 7-27. Tous deux $N++$. D. plaie bien cicatrisée. Toujours repos génital. — P. grandi mais toujours immature. *Gr.* toujours régr.

3-10-27. Tous deux $N+++$. Tous deux maximum d'activité génitale. Trouvés accouplés. Déjà 1 cocon (normal). Fixés *in toto* par Cajal-nitrique.

Ces deux animaux présentent un intérêt spécial. En effet, le greffon prélevé sur le donneur chevauchait sur le clitellum et sur quelques segments antérieurs à lui. La fig. 19, pl. IV représente le donneur : on voit qu'il a parfaitement régénéré les parties enlevées. Le porte-greffe (fig. 20, pl. IV),

montre que le greffon a été enclavé dans la région clitellaire ; il se distingue des tissus du porteur par sa couleur plus foncée. La partie antérieure, composée de segments non différenciés, n'a subi aucune modification : on y distingue les limites segmentaires. La partie postérieure du greffon, au contraire, s'est développée en un fragment de clitellum qui se fond avec celui du porte-greffe, et ne s'en distingue que par sa couleur un peu plus foncée.

$$\text{Gf } \frac{\text{A}}{\text{I}} \text{ 13 et 15.}$$

Histoire analogue aux précédentes.

Résultats généraux fournis par la série Gf $\frac{\text{A}}{\text{I}}$.

Dans tous les cas, et comme dans les deux séries précédentes, le clitellum greffé et le clitellum propre du porte-greffe ont évolué d'une manière identique, et synchroniquement. Les connexions nerveuses du greffon étant anormales, le développement du clitellum ne peut être que sous la dépendance d'un facteur humoral.

On remarquera en outre que, dans les cas 1, 5, 6, 9, 11, tant que le porte-greffe est resté immature, et malgré une nutrition abondante, le clitellum greffé, prélevé sur un adulte, donc certainement mûr, est resté régressé. Il s'est au contraire immédiatement développé dès que le porte-greffe a atteint la pleine puberté. *Le facteur humoral de développement du clitellum n'existe donc pas chez le jeune. Il apparaît à la puberté pour la première fois, puis disparaît à chaque période de repos génital pour reparaitre à chaque période d'activité sexuelle.*

$$\text{Série Gf L } \frac{\text{I}}{\text{A}}.$$

Cette série est l'équivalent, pour *Lumbricus terrestris*, L. de la série Gf $\frac{\text{I}}{\text{A}}$. Elle a porté sur 35 couples adulte-immature, et a donné les mêmes résultats. Je n'en expose point le détail pour ne pas allonger ce mémoire. La série suivante est particulièrement démonstrative :

$$\text{Gf L } \frac{\text{I}}{\text{A}} \text{ 8 à 28 (21 couples).}$$

Opérations du 25 au 27 juillet 1927. *Donneurs* : individus infantiles très petits. Les greffons enlevés (région clitellaire : paroi dorsale du corps de

segm. 31 à segm. 36 inclus en général) sont des carrés de 2 mm. de côté environ. *Porte-greffes* : adultes porteurs d'un clitellum bien développé.

Octobre 1927. Il reste 7 porte greffes seuls (donneur disparu) et 11 couples en parfait état.

Donneurs : ont beaucoup grandi, ont au moins quintuplé de poids, mais sont encore *immatures*. La peau de la région clitellaire, enlevée en juillet, a régénéré.

Porteurs. Excellent état. Clitellum toujours développé au maximum. Le greffon est développé en un clitellum supplémentaire, au moins 4 ou 5 fois plus grand en diamètre qu'au moment de la greffe, très saillant et exactement au même état que le clitellum du porte-greffe.

Les figures 30 et 31, 34 et 35 pl. IV, représentent respectivement les couples nos 28 et 21 de cette série ; les figures 38 et 39, le couple n° 34 (opération en mars 1928, résultat en mai, *après un mois et demi*). L'emplacement des greffons prélevés est indiqué, pour les immatures, par une accolade. On voit que la peau a complètement régénéré, avec ses limites segmentaires, mais que la différenciation en clitellum n'est pas même ébauchée. On remarque en outre sur le dernier couple (fig. 38 et 39) que le greffon transplanté est beaucoup plus grand que son régénérat sur le donneur. Ce dernier avait pourtant grandi très rapidement.

Les figures 36 et 36 sont deux photographies (de dos et de côté) du porteur n° 46, dont le donneur a disparu.

J'ai effectué, en outre, les expériences témoins suivantes, en même temps que la série d'opérations que je viens de rapporter : j'enlève, en fin juillet 1927, la région clitellaire dorsale à des immatures déjà grands, ou à des sujets à la puberté. Deux mois après, les animaux, bien nourris, sont en pleine activité génitale et ont si bien régénéré leur clitellum qu'on ne voit souvent plus trace de l'opération. Le traumatisme n'empêche donc pas le développement du clitellum, et il le ralentit à peine.

On peut donc affirmer que les greffons clitellaires prélevés chez les très petits immatures, et transplantés sur adultes porteurs d'un clitellum développé, se développent en clitellum sur ce nouveau terrain avec une vitesse anormalement rapide. Leur régénérat témoigne que, s'ils étaient restés en place, ils ne se seraient développés que beaucoup plus tard, à la fin de la puberté. Ces greffons trouvent donc sur le porte-greffe le facteur du développement du clitellum, qui est extérieur à cet organe, et de nature humorale puisque les connexions nerveuses du greffon sont aberrantes.

J'ai suivi la marche du développement de quelques greffons. J'ai pu m'assurer qu'ils commencent par croître rapidement tout en restant indifférenciés (non saillants, limites des segments bien nettes). C'est seulement lorsqu'ils ont atteint une certaine

taille, approximativement celle à laquelle ils seraient parvenus à la puberté s'ils étaient restés en place, que commence leur différenciation : les limites des segments s'estompent, puis disparaissent en même temps que les greffons deviennent sail-lants. Cette marche du développement est très intéressante. Elle montre que la peau dorsale des segments clitellaires n'est capable de se différencier que lorsqu'elle a atteint une certaine *maturité*. Chez les jeunes, la peau de cette région n'est pas apte à se différencier telle quelle, sinon le greffon commencerait à évoluer en clitellum lorsque sa taille est au plus égale à celle de son régénérat sur le porteur (dont la croissance n'a pas été sensiblement ralentie par l'opération, je puis l'affirmer ayant fait des comparaisons). Il résulte de là que *la puberté est marquée par une maturité particulière de l'ébauche clitellaire, qui paraît liée à une certaine taille minima de cette ébauche*. Cette taille et cette maturité sont en général atteintes beaucoup plus vite si l'ébauche est greffée sur un adulte en pleine maturité génitale que si elle reste en place. *Il existe donc chez l'adulte, à ce moment, un ou des facteurs qui la favorisent.*

Conclusions sur les transplantations du clitellum.

Le développement du clitellum n'est possible que si son ébauche a atteint une certaine maturité. A partir de ce moment, il s'effectue sous l'influence d'un facteur humoral, qui apparaît pour la première fois à la puberté, puis disparaît pendant les périodes de repos génital et reparait aux périodes d'activité sexuelle. Ce facteur n'est pas étroitement spécifique, mais est le même au moins chez les deux espèces *A. terrestris* et *A. longa*. Toutes ces conclusions sont entièrement nouvelles, et fondées sur des expériences.

Lorsque les opérés, à la maturité génitale, ont été unis à des vers de même espèce, au même état, mais normaux (dépourvus de greffon), ils se sont accouplés avec eux. Dans les pots où ces couples étaient conservés, j'ai ultérieurement trouvé un grand nombre de cocons, et de deux types dans chaque pot. Les uns, normaux, en forme de citron, provenaient évidemment du sujet normal. Les autres étaient doubles et se composaient d'un cocon normal, que prolongeait un second cocon, plus petit que

le premier, et plus ou moins étroitement soudé à lui, mais de structure normale, comme le cocon principal ⁽¹⁾. Tous les cocons doubles trouvés dans un même pot étaient du même type, et jamais on ne trouve de tels cocons dans la nature : ils provenaient donc évidemment des opérés.

D'un pot à l'autre, les cocons doubles étaient en général différents. On peut les ranger en série d'après leur degré de rapprochement. Cette série est absolument parallèle à celle que l'on obtient en considérant dans le même ordre, chez les animaux dont ils proviennent, les positions relatives du clitellum propre et du greffon. On obtient ainsi le tableau suivant :

Sujet	Clitellum et greffon	Cocons doubles (principal et accessoire)
$Gf \frac{A}{I} 7$ (fig. 40 et 41)	largement soudés	largement soudés (fig. 42)
$Gf \frac{I}{A} 7$ (fig. 43 et 44)	distincts, mais très rapprochés	distincts, mais unis par un large et court pédicule (fig. 45)
$Gf \frac{I}{A} 8$ (fig. 47 et 48)	distincts, rapprochés mais moins que dans le cas précédent	distincts et unis par un pédicule plus grêle et plus long que dans le cas précédent (fig. 47)
$Gf \frac{R}{A} 4$ comparable à $\frac{I}{A} 10$ (fig. 48 et 49)	distincts et éloignés l'un de l'autre	entièrement distincts (fig. 50) (unis temporairement par le tube muqueux commun qui les enveloppe au moment de la ponte)

L'examen de ce tableau prouve avec une certitude absolue que ces cocons doubles étaient sécrétés : le cocon principal par le clitellum propre du sujet, le petit cocon annexe par le greffon. Il y a là une preuve expérimentale que le clitellum est l'organe d'élaboration du cocon chez les Lombriciens, ce qui confirme les belles observations de GROVE et COWLEY (1926) que j'ai résumées au chapitre « Biologie ».

(1) Les cocons doubles, quand ils ont été convenablement conservés, ont donné naissance à de jeunes vers tout-à-fait normaux, mais les embryons, donc les œufs d'où ils provenaient, étaient toujours situés dans le cocon principal (voir fig. 50, les deux premiers cocons, et fig. 47, cocons n° 4 et n° 6).

Les mêmes auteurs ont en outre établi (1927) *par des observations histologiques* précises que la paroi du cocon et le vitellus extra-ovulaire qui le remplit sont sécrétés par certaines cellules glandulaires situées presque toutes dans les parties dorsale et latérales du clitellum, parties qui constituent la véritable « ceinture » ou plutôt « selle » saillante. Mes expériences confirment ces déductions de GROVE et COWLEY et en fournissent la première preuve expérimentale. En effet, les greffons qui se sont montrés capables de sécréter un cocon petit, mais normal, se composaient uniquement de la partie dorsale du clitellum.

On peut donc considérer comme un fait définitivement établi, à la fois par des observations et par des expériences, que le cocon des Lombriciens (paroi et vitellus extra-ovulaire) est sécrété par la véritable « ceinture » ou « selle » des Lombriciens, c'est-à-dire par les parties les plus saillantes, dorsale et latérales, du clitellum, à l'exclusion des différenciations ventrales, dont le rôle est différent.

Greffes de clitellum entre *Lumbricus* et *Allolobophora*.

J'ai effectué une série de transplantations de clitellum entre individus appartenant aux genres très différents *Lumbricus* et *Allolobophora*. Mon but était de savoir si la modification humorale clitellogène, qui est la même chez *A. terrestris* et *A. longa*, était également la même chez *Lumbricus terrestris*, L. Ces expériences constituent les séries GH (greffes très hétéroplastiques).

1^o Série GH $\frac{L}{A}$.

Greffe d'ébauche clitellaire prélevée à de jeunes *Lumbricus terrestris* encore immatures, mais de tailles variables, sur *Allolobophora terrestris* ou *A. longa* immatures ou adultes à tous les stades (j'ai effectué toutes les combinaisons). Technique ordinaire, mais points de suture particulièrement solides.

Les greffons, aussi grands que possible, prennent en général fort bien, et presque aussi rapidement que dans les greffes homoplastiques, mais ils ne tardent pas à être frappés de dégé-

nérescence et, au bout de 2 à 3 mois, ils sont en grande partie détruits. Souvent ils se percent en leur centre, affligeant ainsi le porte-greffe d'une plaie qui, loin de se cicatriser, ne cesse de s'étendre, *sans suppurer*. La cavité générale largement ouverte, l'animal ne tarde pas à mourir.

Les figures de dégénérescence du greffon sont tout à fait superposables à celles qu'a bien observées et figurées, dans des cas analogues, LEYFOLDT (*loc. cit.*, fig. 41, 42, 43, 44, 45, pages 57 à 59).

Je résume, à titre d'exemple, deux cas sur les 18 observés.

$$GH \frac{L}{A} 3.$$

13-11-27. Opération. D. *Lumbricus terr.* petit immature; — P. *All. longa* début puberté.

22-11-27. Mis sur terre. Greffon très bien pris.

18- 2-28. D. Adulte et activité génitale. Cl. bien régénéré. — P. adulte, et pleine activité génitale. Cl. Max. Greffon très dégénéré (comme fig. 41 de LEYFOLDT).

15-3-28. P. mort et décomposé.

$$GH \frac{L}{A} 2.$$

13-11-27. Opération. D. *Lumbricus terrestris* immature moyen. — P. *All. longa* immature.

22-11-27. Mis sur terre. Greffon très bien pris

6-12-27. D. *N++*. Plaie bien cicatrisée. — P. *N++* greffon très largement dégénéré (Cf. fig. 24 de LEYFOLDT, relative à des espèces différentes de celles-ci).

6- 1-28. Tous deux *N+++*. D. Cl. régénéré, mais toujours immature. — P. greffon complètement résorbé, remplacé par un tissu cicatriciel clair et mince.

Dans tous les cas, la dégénérescence du greffon a été telle que ces expériences ne m'ont fourni aucun renseignement sur ce que je désirais savoir.

$$2^{\circ} \text{ Série } GH \frac{A}{L}.$$

Ces expériences sont les inverses de celles de la série précédente. Ce sont des greffes d'ébauches clitellaires d'*A. terrestris* ou *A. longa* immatures, ou adultes au repos génital, sur *Lumbricus terrestris* immature, ou adulte en activité génitale. Ces

expériences ont été effectuées sur 15 couples. Même technique que précédemment.

Les greffons prennent souvent remarquablement vite et bien. Je les ai taillés très grands, pour qu'ils aient une grande vitalité. Dans le cas présent, ils se conservent en bon état au moins apparent pendant une période beaucoup plus longue que dans la combinaison inverse (*Lumbricus* sur *Allolobophora*), mais ils finissent par dégénérer, d'une manière différente des greffons de *Lumbricus*, mais qui aboutit également à leur destruction. Je cite deux cas à titre d'exemple.

$GH \frac{A}{L} 4.$

15-11-27. Opération. D. *A. longa* extrême début de puberté. — P. *L. terrestris* extrême début de puberté.

22-11-27. Greffon très bien pris. D. et P. mis sur la terre.

20-12-27. Tous deux $N++$. D. plaie bien cicatrisée. — P. en pleine puberté. Greffon encore très bon aspect, inchangé.

18-2-28. Tous deux $N++$. D. début d'activité génitale. Cl. bien cicatrisé. — P. pleine activité génitale. Cl. Max. Greffon paraît aminci, mais aspect inchangé (fig. 18). Les segments qui portent le greffon sont fixés par le liquide de BOUIN-HOLLANDE, et débités en coupes. La structure histologique du greffon est si modifiée qu'on n'en peut tirer aucune conclusion relativement à une influence possible des humeurs du *Lumbricus* porte-greffe sur le développement de l'ébauche clitellaire d'*Allolobophora longa*.

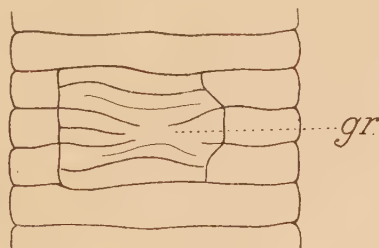
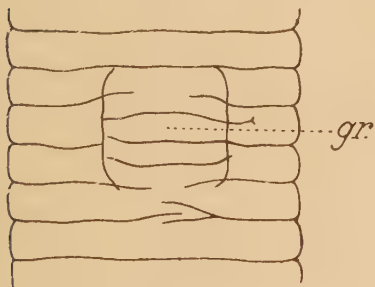


Fig. 18. — Opéré $GH \frac{A}{L} 4$. Greffon (gr) et partie avoisinante du porte-greffe.

Fig. 19. — Opéré $GH \frac{A}{L} 14$. Greffon (gr) et partie avoisinante du porte-greffe.

$GH \frac{A}{L} 14.$

Histoire en tout point comparable à la précédente, mais le donneur était un *A. terrestris* à l'extrême début de la puberté. La fig. 19 représente l'aspect du greffon au moment de sa fixation.

Conclusions sur les greffes très hétéroplastiques de clitellum.

Les greffes de clitellum de *Lumbricus* sur *Allolobophora*, ou la combinaison inverse, sont possibles, mais les greffons, après une bonne reprise, dégénèrent, de sorte que ces expériences en permettent pas de savoir si la modification clitellogène des humeurs est la même dans les deux genres étudiés.

L'attaque du greffon par le porte-greffe est beaucoup plus rapide, et plus brutale, dans la première combinaison indiquée que dans la combinaison inverse, ce qui est presque toujours le cas dans les greffes hétéroplastiques. L'étude détaillée de ces phénomènes constitue un chapitre important de l'immunité. Je l'ai entreprise chez les Lombriciens, où les phénomènes d'immunité sont encore inconnus.

Greffes de la région clitellaire ventrale.

Ces opérations constituent la série *Gcv*. Je rappelle qu'elles consistent en la transplantation d'un large morceau de la paroi ventrale de la région clitellaire (comprenant les tubercules de la puberté et les papilles clitellaires ventrales) sur *le dos* d'un autre individu. Ces opérations, dont j'ai décrit plus haut la technique, ont été effectuées à une échelle restreinte : 9 couples. Le greffon était toujours prélevé sur un individu au repos génital, et transplanté sur un individu en activité génitale. Je ne cite que deux histoires (La partie ventrale du clitellum est désignée par *Cv*).

Gcv $\frac{R}{A}$ 9. Greffe homoplastique, entre deux *A. longa*.

2- 2-27. Opération. D. *A. longa*. *Cv*. rég. — P. *A. longa*. *Cl.* et *Cv*. Max.
— D. meurt peu après.

29-3-27. (P. seul). *Cv*. rég. *Gcv*. (greffon) bien pris, stationnaire.

18- 7-27. *N*+. *Cv*. début dévelop. Greffon (*Gcv*.) début dévelop.

4-10-27. *N*++. Pleine activité génitale. *Cv*. Max. *Gcv*. (greffon) Max.
— Conservé *in toto* dans Formol après légère régression. Malheureusement, comme je l'ai expliqué au début de ce chapitre, les *pv.* s'affaissent et deviennent beaucoup moins visibles après la fixation. La fig. 27 est une photographie (assez médiocre) de ce sujet. On y remarque surtout la forte saillie du greffon, due à ce qu'il comprend, de chaque côté, 2 bandes de clitellum vrai, très développées à ce moment, comme le clitellum du porte-greffe.

Gcv $\frac{R}{A}$ 5. Greffe homoplastique, entre deux *A. terrestris*.

Histoire comparable en tout point à la précédente. En outre, dans ce cas, le greffon avait été par mégarde retourné d'avant en arrière; il ne s'était pas moins bien soudé.

Les histoires des autres sujets sont analogues.

Conclusions sur les greffes Gcv.

Les papilles clitellaires ventrales et les tubercules de la puberté, transplantés sur le dos d'autres sujets, donc dans une position très anormale (surtout dans le cas n° 5) évoluent toujours, après reprise, d'une manière identique et tout à fait synchroniquement aux parties homologues du porte-greffe. Leur évolution est donc conditionnée par un facteur humoral, comme celle du clitellum.

**Greffes des lèvres glandulaires des orifices
génitaux mâles.**

Les greffons, prélevés sur des sujets immatures, ou adultes au repos génital, comprenaient, outre les lèvres glandulaires des orifices génitaux mâles ($L\sigma$) un large morceau de la paroi ventrale ou latérale du corps autour de ces organes (voir fig. 14, pl. IV). Chez les 18 premiers sujets, je ne prélevais qu'une seule $L\sigma$. L'expérience m'ayant montré que le greffon était trop petit et dégénérait souvent, j'ai ajouté à cette série 4 nouvelles expériences où le greffon, très grand, englobait les deux $L\sigma$. — Les greffons étaient transplantés sur le dos d'un autre sujet, un peu en avant de son clitellum. La technique de ces transplantations a été indiquée en détail au début du présent chapitre.

Pour être bref, je résumerai ci-dessous l'histoire de quelques sujets seulement. Je désigne par $L\sigma$ les lèvres glandulaires mâles du porte-greffe, par $L\sigma g.$ le greffon.

GL σ 1. Greffe homoplastique, entre deux *A. terrestris*.

13-14-27. Opération. D. $L\sigma$ petites. — P. repos génital : $L\sigma$ rég.

2- 2-28. $N++++$. D. début d'activité génitale. Blessure bien cicatrisée.

— P. activité génitale. $L\sigma$ encore petites, peu développ. ; $L\sigma g.$ paraissent dégénérées.

17- 4-28. $N++$. Tous deux maximum d'activité génitale. Se sont accouplés et ont donné 2 cocons. — P. fixé *in toto* par Cajal-nitrique. La fig. 15, pl. IV en est une photographie (pas très bien réussie). Les $L\sigma$ du porte-grefe sont développées au maximum, le greffon, malgré la dégénérescence partielle qui l'avait frappé à cause de sa petite taille, présente maintenant une $L\sigma$ très développée, au même état que celles du porteur.

Le donneur n'a pas été photographié, mais la fig. 16 représente un donneur identique, fixé 6 mois environ après l'opération, et également en pleine activité génitale. La $L\sigma$ droite (à gauche sur la figure), laissée en place, est développée au maximum. La $L\sigma$ gauche (à droite sur la figure) avait été enlevée avec des fragments des 14^e, 16^e et 17^e segments. La peau, avec la *nervure génitale* (c'est-à-dire avec les muscles arciformes) a complètement régénéré, mais *sans les $L\sigma$* , dont on ne voit extérieurement pas trace, même à la loupe.

L'absence de régénération des $L\sigma$ chez les donneurs, bien que la peau régénère à la même place, est générale. L'étude histologique de cette région (dont les résultats détaillés seront exposés dans le mémoire anatomique annoncé) montre que les volumineuses cellules glandulaires qui constituent la partie saillante des $L\sigma$ sont en grande partie ou totalement absentes, mais que, par contre, certaines autres cellules glandulaires de cette région ont été régénérées. Il y a là un cas de régénération incomplète intéressant, dont l'étude détaillée sera exposée ailleurs.

L'extrémité du canal déférent avait été enlevée avec le greffon. Ce canal déférent régénère sous la paroi du corps, atteint le 13^e segment, puis le dépasse et continue à cheminer sous la peau (où on l'aperçoit par transparence, *parfois jusqu'au 20^e segment*) (donneur de $GL\sigma$ 6, 5 mois après l'opération).

GL σ 5, 13, 18.

Greffes homoplastiques, sur *A. terrestris* ou *A. longa*. Histoire analogue à la précédente. Le n° 18 est représenté par la fig. 7, pl. IV. La $L\sigma$ unique greffée (*gr.*) est très développée et très saillante. La fig. 8, pl. IV représente le donneur de $GL\sigma$ 15 (dont le porte-grefe a été rejeté, le greffon étant résorbé). On voit que la $L\sigma$ gauche (à droite sur la figure) n'a pas régénéré.

GL σ 19, 20, 21, 22.

Le greffon comprend les deux $L\sigma$. Ces 4 cas sont constitués par des greffes *hétéroplastiques* d'*A. longa* sur *A. terrestris*. Pourtant, comme dans le cas des greffes homoplastiques précédentes, le greffon et les parties homologues du porte-grefe ont évolué d'une manière identique et synchrone. Par exemple ; *cas n° 22*.

25-41-27. Opération. D. *A. longa*. $L\sigma$ rég. très petites. — P. encore immature sans trace de $L\sigma$.

28- 1-28. D. mort. — P. $N++$ est devenu adulte.

Reconnaissable comme *A. terrestris*. Puberté avancée. $L\sigma$ déjà grandes; $L\sigma g.$ développées déjà grandes.

40- 5-28. Jeune expérimental. Repos génital. $L\sigma$ rég. Greffon ($L\sigma g.$) rég.

45- 6-28. Enroulé. Même état de $L\sigma$ et $L\sigma g.$ qu'en mai.

40 10-28. $N++$. A nouveau puberté avancée. $L\sigma$ très grandes. $L\sigma gr.$ également très développées. L'animal a été fixé *in toto*. Il est représenté dorsalement (avec le greffon en *gr.*) et ventralement dans les figures 14 et 43, pl. IV.

Conclusions sur les greffes $GL\sigma$.

Identiques, mais pour les lèvres des orifices génitaux mâles, à celles des autres greffes. L'évolution des $L\sigma$ est également sous la dépendance d'un facteur humoral. En outre, les greffes hétéroplastiques prouvent que ce facteur est le même chez *A. longa* et *A. terrestris*.

Greffes des coussinets glandulaires de la région génitale.

La technique de ces opérations a été décrite plus haut. Les greffes, tantôt *homoplastiques*, tantôt *hétéroplastiques*, ont été effectuées sur 10 individus, dont la plupart sont toujours vivants et en observation. Les espèces choisies étaient, comme dans la série précédente, *A. longa* et *A. terrestris*.

L'histoire des opérés étant, sauf qu'il s'agit ici des coussinets glandulaires de la région génitale, identique à celle des opérés de la série précédente, je ne la rapporte pas, pour éviter des redites fastidieuses.

Le déterminisme du développement des coussinets glandulaires de la région génitale est donc également humoral, et le facteur humoral clitellogène est le même chez *A. longa* et *A. terrestris*.

APPENDICE

Lombrics en tandem, à deux clitellums complets.

J'avais, à l'origine, songé à réaliser les transplantations de la totalité du clitellum (parties dorsale et ventrale) de la

manière suivante : souder à un premier individu, coupé un peu *en arrière* de son clitellum, la partie postérieure d'un second individu, coupé un peu *en avant* de son clitellum ; et obtenir ainsi un lombric d'origine double, plus long, et pourvu de deux clitellums complets. J'ai effectué des opérations de ce type sur une centaine de couples ; malgré tous mes efforts, j'ai abouti à des insuccès dans tous les cas, sauf 3. Il est vrai que je m'adressais à des adultes.

La technique des opérations est très simple. Les animaux, anesthésiés, puis sectionnés comme je l'ai dit, sont unis l'un à l'autre étroitement par 6 à 8 points de suture « en épingle de sûreté ». La soudure se fait en général très mal : les épingles se détachent et les deux tronçons se séparent à nouveau. J'ai modifié le nombre, la profondeur, la longueur, etc... des points de suture sans obtenir de meilleur résultat. Je pense que ces insuccès sont causés par l'ouverture du tube digestif, qui déverse alors son contenu sur les plaies à souder. J'ai montré plus haut l'action corrosive des sucs digestifs des Lombriciens sur leur peau.

Voici l'histoire des 3 opérés sauvés.

Cas n° 1. Homogreffé.

Individu antérieur : *Allolobophora longa* en pleine activité génitale (Cl., t. p. et p. v. très développés) ; individu postérieur : *A. longa* au repos génital (parties correspondantes régressées). Donc *homogreffé*.

13- 4-27. Opération.

4-10-27. *N+++* (donc excellente soudure du tube digestif). Maximum d'activité génitale. Les deux clitellum, dorsalement et ventralement, développés au maximum. Le comportement de l'animal était celui d'un individu simple et normal. Il a été fixé par le formol. Les fig. 28 et 29, pl. IV, en sont des photographies (faces dorsale et ventrale). Noter le développement identique des deux clitellums dans toutes leurs parties.

Cas n° 2. Hétérogreffé.

18 janvier 27. Opération. Partie antérieure : *A. terrestris* repos génital. Partie postérieure : *A. longa* activité génitale

4-10-27. *N+++*. Taille moyenne. Les deux parties sont au repos génital complet.

4- 4-28. *N+*. A maigri. — Les deux parties repos génital.

3- 2-28. *N+*. A un peu grandi (?) — Toujours repos génital.

8- 6-28. *N++*. A nettement grandi. Toujours repos génital.

31- 7-28. *N++*. A cependant beaucoup maigri. Toujours repos génital. L'animal est toujours en observation.

Cas n° 3. Hétérogreffe.

20- 1-27. Opération. Individu antérieur : *A. longa* activité génitale ; individu postérieur : *A. terrestris* repos génital.

3-10-27. *N*+++. Les deux parties repos génital. *Cl.* rég.

26-11-27. *N*+++. Début d'activité génitale : les deux clitellums début de développement ; tubercules de la puberté et papilles clitellaires ventrales assez bien développés.

4-1- 28. Même état qu'en novembre.

3-2- 28. *N.* presque nulle. A beaucoup maigri. Caractères sexuels somatiques tous régressés.

28-4- 28. Mort.

Le cas n° 1 et le cas n° 3 confirment que le facteur qui conditionne le développement du clitellum est de nature humorale. Les sujets (n°s 2 et 3) hétérogreffes offrent un autre intérêt. Leur état général est médiocre ou mauvais ; ils présentent des alternatives d'amaigrissement et de reprises passagères. Il est probable que les parties antérieure et postérieure, de nature différente, déclanchent chacune l'une contre l'autre des réactions d'immunité ; mais, comme ces deux parties sont de taille comparable, leurs actions se font équilibre.

**Conclusions générales sur les transplantations
de caractères sexuels somatiques.**

Tous les caractères sexuels somatiques des Lombriciens (clitellum, tubercules de la puberté, papilles clitellaires ventrales, lèvres glandulaires des orifices génitaux mâles, coussinets glandulaires de la région génitale), transplantés dans une position anormale sur des animaux de même espèce ou d'espèce voisine, évoluent, après s'être greffés, exactement de la même manière et en même temps que l'organe homologue du porte-greffe. Leur développement est donc réglé par un facteur humoral, non spécifique.

J'ai établi en outre que le développement du clitellum est possible seulement lorsque son ébauche a atteint une certaine maturité. A partir de ce moment, ce développement s'effectue sous l'influence d'un facteur humoral, qui apparaît pour la première fois à la puberté, puis disparaît pendant les périodes de repos génital, et reparait à chaque période d'activité sexuelle. Il est probable, mais cela reste à établir, qu'il en est de même pour les autres caractères sexuels somatiques.

Toutes ces notions, fondées sur de nombreuses expériences, sont entièrement nouvelles.

Quelle peut être la nature du facteur humoral en question ? Ce pourrait être une hormone analogue à l'hormone génitale des Vertébrés, mais qui ne serait pas sécrétée par les glandes génitales, puisque la castration n'a aucune influence sur les caractères sexuels somatiques des Lombriciens. Toutefois, étant donné que ces animaux se nourrissent toujours abondamment pendant les périodes d'activité génitale, le facteur clitellogène ne serait-il pas d'ordre nutritif ? C'est ce que nous allons examiner dans le chapitre suivant.

CHAPITRE VI

EXPÉRIENCES SUR L'INFLUENCE DE LA NUTRITION

Au début de mon travail, pendant les neuf premiers mois de l'année 1926, j'ai essayé de nourrir les grands *Allolobophora* de mes élevages avec du terreau seul. J'ai constaté que, dans ces conditions, la plupart maigrissaient lentement, mais d'une manière continue. Chez les adultes en activité génitale, le clitellum et les autres caractères sexuels somatiques régressaient plus ou moins vite, mais presque toujours. Les individus à la puberté revenaient à l'état infantile, et les immatures n'atteignaient jamais l'état adulte. A l'automne de la même année, après la chute des feuilles, j'ai fourni à certains de mes sujets des feuilles mortes tendres en abondance, et je les ai vus dès lors, toutes les fois qu'ils absorbaient une quantité suffisante de cette nourriture végétale, reprendre un poids normal, et parvenir très vite à la maturité génitale. Ces résultats m'ont donné l'idée d'entreprendre systématiquement des expériences sur la nutrition.

Ces expériences ont été conduites à la fois sur des opérés de toutes les catégories et sur des individus normaux, pris dans mes réserves ou dans la nature. En outre, l'appétit de tous mes sujets, et la nourriture qu'ils avaient absorbée entre les inspections de leur pot ont presque toujours été notées avec soin sur tous mes cahiers d'expériences. Je les ai indiqués en abrégé dans presque toutes les histoires que j'ai résumées dans les chapitres précédents. On voudra bien s'y reporter car elles répètent, sur une large échelle, les expériences que je résume dans le présent chapitre. *Toutes les expériences de nutrition ont porté sur Allolobophora terrestris, Sav. et A. longa, Ude.*

**Expériences de sous-alimentation, ou d'inanition,
suivies de réalimentation abondante.**

J'ai expliqué dans la dernière partie du chapitre II (Biologie) que, dans la nature, l'activité génitale des deux gros *Allolobophora terrestris* et *longa* était cyclique, et se plaçait en général en automne et en hiver. Dès la fin et souvent même le milieu du printemps, ces Lombriciens sont en diapause et au repos génital, et cet état paraît subsister jusqu'aux pluies abondantes d'automne. Dans mes élevages, le cycle génital des sujets toujours pourvus d'une bonne provision de feuilles mortes est à peu près le même que dans la nature ; mais, comme l'humidité est toujours suffisante, la diapause est plus courte, le réveil n'étant pas différé par la dessiccation de la terre.

Mes expériences de sous-alimentation ou d'inanition suivies de réalimentation ont été poursuivies pendant des temps variables, et à des périodes différentes de l'année et de l'état sexuel des vers. Celles qui ont été effectuées pendant la période qui aurait été occupée uniquement par l'activité génitale si le sujet était resté dans les conditions naturelles, présentent évidemment un intérêt spécial.

Je vais en résumer quelques-unes, d'abord sur des opérés, puis sur des sujets normaux. J'emploie les abréviations dont j'ai défini le sens dans les deux chapitres précédents, et dont je rappelle les principales.

N = nutrition. *N* + = nutrition faible ; *N* ++ = nutrition abondante ; *N* +++ = ingestion d'une énorme quantité de nourriture.

Act. gén. = activité génitale.

Rep. gén. = repos génital.

C. s. s. = caractères sexuels somatiques.

Cl = clitellum (parties dorsale et latérales saillantes).

C. s. s. v. = caractères sexuels somatiques ventraux, à l'exclusion du vrai clitellum.

Rég. = régressé.

Max. = développé au maximum.

Enfin, les dates sont représentées par trois nombres, séparés par un trait. Le premier indique le jour ; le second le mois (d'après son numéro d'ordre dans l'année) ; le troisième les deux derniers chiffres de l'année. Exemple : 23-6-26 = 23 juin 1926.

M 1. *A. terrestris*, provenance : jardin de Melun.

18- 2-26. Opération. *C. s. s.* assez développés.

27- 3-26. *N* terreau seul. *C. s. s.* en régression,

13- 4-26. *N*++ de terreau seul. *C. s. s.* complètement rég.

23- 6-26. *N*++ terreau seul. *C. s. s.* complètement rég.

11-10-26. *N*++ terreau seul. *C. s. s.* complètement rég.

29- 1-27. *M*++ terreau seul. *C. s. s.* complètement rég.

A été ainsi jusqu'à cette date, c'est-à-dire pendant près d'un an, nourri de terreau seul, dont il a absorbé de grandes quantités. Il n'a néanmoins cessé de maigrir très lentement ; ses *C. s. s.* ont régressé et sont restés régressés. L'animal, assez grand en février 26, est un an après de petite taille, mais encore turgescent et bien actif. Les *C. s. s.* sont tellement rég. qu'on a peine à en reconnaître l'emplacement. Le sujet est désormais pourvu de feuilles mortes de marronnier, qui sont renouvelées à la fin de février.

2- 6-27. *N*++ (feuilles mortes). A repris sa taille : très grand, très bon état. *Pleine activité génitale* : *C. s. s.* Max. Dans la nature, les *A. ter-restris* sont à ce moment en *plein repos génital*.

18- 7-27. *N*++ (feuilles). *C. s. s.* rég. mais pas complètement (s'est probablement enroulé après cette date).

1-11-27. *N*+++ (feuilles de tilleul). Très grand, très turgescent. A nouveau pleine activité génitale. *C. s. s.* Max. Poids : 10 gr. 7.

4-1-28. *N*+++ Taille énorme. Toujours *C. s. s.* Max. Poids : 13 gr. 5.

17-2-28. *N*+. *C. s. s.* développés, mais début rég. Poids : 12 gr. 6.

27-4-28. *N* très faible, car nourriture insuffisante (sous-alimentation expérimentale). *C. s. s.* rég. Poids : 12 gr.

7-6-28. *N*++. Retour d'activité génitale. *C. s. s.* Max. Poids : 13 gr. 5.

30-7-28. *N* nulle : enroulé, tube digestif vide. *C. s. s.* rég. mais pas complètement.

L'état des caractères sexuels somatiques est rigoureusement lié à la nutrition. Toutes les fois que, naturellement (appétit faible) ou expérimentalement (terreau seul, ou feuilles en quantité insuffisante), l'animal a été sous-alimenté, ces caractères régressent, et peuvent demeurer régressés pendant un an. Toutes les fois que l'animal est bien alimenté, les *C. s. s.* se développent et atteignent vite leur maximum, quelle que soit l'époque de l'année. Les oscillations rapides des *C. s. s.* chez ce sujet en 1927 et surtout en 1928, toujours liées à des oscillations nutritives, ne se produisent pas dans la nature. Elles sont ici d'autant plus remarquables qu'elles se placent à une saison où les vers de même provenance dans la nature (même jardin de Melun) sont au repos génital.

M 3 *A. longa*, même provenance que M 1 (Jardin de Melun). Histoire identique à celle de M 1 jusqu'en juillet 1927 : nourriture de terreau seul. A cette date, l'animal est déjà fort amaigri, et naturellement possède des *C. s. s.* complètement régressés depuis mars.

23-7-26. Enroulé (diapause).

29-1-27. *N* très faible, et terreau seul. Revenu à état infantile : très

petit, noirâtre; *C. s. s.* trace à peine visible. — Aspect général assez bon. — Réalimenté à partir de cette date avec feuilles de marronnier.

2-6-27. Avait bien mangé ses feuilles. A grossi notablement, mais arrêté par la diapause : *enroulé* (donc pour la 2^e année en captivité). Toujours *C. s. s. rég.* Poids : 4 gr. 8. Pourvu de provision abondante de feuilles de tilleul.

20-7-27. *N++++*. A énormément grandi : a repris sa taille normale. Pleine activité génitale *C. s. s.* Max. Poids : 4 gr. 9. Fixé par Bouin, pour histologie.

Mêmes conclusions que pour *M1*, mais, ici, le développement des *C. s. s.* s'est effectué complètement, à partir d'un état de régression anormalement poussé, en 1 mois 1/2, durée exceptionnellement courte. Ce développement étonnamment rapide est lié à une suralimentation peu commune.

M 15. *A. longa*. Provenance : Melun.

Opération : 2-3-26, puis histoire analogue aux précédentes. S'enroule en mai 26. — Nourriture de terreau seul jusqu'au

2-6-27. Très petit, très amaigri (sous-alimenté pendant 15 mois). *C. s. s.* complètement rég. Enroulé à nouveau (donc la 2^e année en captivité). Poids : 4 gr. 02. Réalimenté à partir de cette date avec feuilles mortes.

20- 7-27. *N+*. Toujours *C. s. s. rég.* Poids : 4 gr. 3.

4-11-27. *N++++*. A beaucoup grandi. Pleine activité génitale. *C. s. s.* Max. Poids : 4 gr.

M 35. *A. longa*. Provenance : Melun.

19-3-26. Opération. — Puis histoire analogue aux précédentes. Enroulé en juin 1926 et en juin 1927. Nourriture de terreau seul jusqu'au 2-6-27. Donc sous alimentation de 15 mois.

2-6-27. Amaigri, petit, aspect infantile. *C. s. s.* extrêmement rég. Poids : 4 gr. 5. — Pourvu à cette date d'une provision abondante de feuilles mortes.

20-7-27. *N++++*. A énormément grandi. Maximum d'activité génitale. *C. s. s.* Max. Poids : 4 gr. 03.

Ce cas est donc tout à fait comparable à celui de *M 3*.

V 4. *A. longa*. Provenance : Melun.

18- 5-26. Opération. Puis histoire analogue aux précédentes : *C. s. s.* régressent, l'animal maigrit lentement. Nourriture de terreau seul, donc sous-alimentation, durant 14 mois, jusqu'au

19- 7-27. Très petit, aspect infantile, mais bon état. *C. s. s.* extrêmement rég. Poids : 4 gr. 6. — Alimenté désormais avec feuilles de tilleul.

4-11-27. *N++++*. A beaucoup grandi, maximum d'activité génitale. *C. s. s.* Max. Poids : 5 gr.

V 15. *A. longa*. Provenance : Melun.

1- 6-26. Opération. Puis histoire analogue aux précédentes : régression complète des *C. s. s.*, amaigrissement progressif pendant 13 mois 1/2, jusqu'au

19- 7-27. *N++++* de terreau seul. Enroulé; amaigri. Bon aspect. *C. s. s. rég.* Poids : 4 gr. 5. Réalimenté (feuilles de tilleul) à partir de cette date.

1-11-27. $N+++$ feuilles. A beaucoup grandi. Maxim. d'act. gén. — $C. s. s.$ max. Poids : 4 gr.

V 19. *A. terrestris*. Provenance : Melun.

3- 6-26. Opération, puis histoire identique à la précédente, mais a reçu en octobre 26 un unique et petit repas de feuilles d'érable.

19-7-27. $N++$ (presque uniquement terreau). $C. s. s.$ rég. mais incomplètement. Poids : 4 gr. 3. — Réalimenté désormais avec feuilles de tilleul.

1-11-27. $N++$. A grandi. Début d'activité génitale. $C. s. s. v.$ dévelop. $Cl.$ début dévelop. — Poids : 6 gr. 9.

26- 4-28. $N++$. A encore grandi. $C. s. s.$ Max. Poids : 11 gr.

Cas analogue aux précédents, mais pour une espèce plus grande.

V 32. *A. terrestris*. Provenance : Melun.

Histoire analogue aux précédentes. Après un an de sous-alimentation (19-7-27), Poids 2 gr. 8, et $C. s. s.$ complètement rég. Puis réalimentation (feuilles de tilleul).

1-11-27. $N++$ (feuilles). $C. s. s.$ en plein dévelop. Poids : 5 gr. 4.

O 8. *A. terrestris*. Provenance Melun.

19- 6-26. Opération. Puis, comme précédemment, sous-alimentation (terreau seul), pendant un an, jusqu'au

9- 6-27. $N++$ (terreau). Réduit, aspect infantile. $C. s. s.$ extrêmement rég. Poids : 4 gr. 5. — Désormais bien alimenté (feuilles mortes).

20- 7-27. $N++$. A grandi. $C. s. s.$ moins rég. qu'en juin. Poids : 3 gr. 6.

1-11-27. $N+++$ (énorme). — A beaucoup grandi. $C. s. s.$ Max. Poids : 7 gr. 6. Fixé par Bouin-Hollande, pour histologie.

Dans tous les cas que je viens de résumer, et dans tous ceux qui sont résumés aux chapitres *castrations* et *transplantations*, les variations du développement des caractères sexuels somatiques ont donc toujours été parallèles à celles de la nutrition, et de même sens.

Après une sous-alimentation, quelle que soit sa durée (à moins que les forces du sujet ne soient complètement épuisées, ce qui le conduit à la mort), une suralimentation brusque est toujours suivie d'un retour à la taille normale, et, quelquefois avec une étonnante rapidité (*M 3*, *M 35*, etc...), d'un développement complet des caractères sexuels somatiques. Cette évolution se produit toujours, même si la réalimentation a lieu au printemps ou en été, et dans ce dernier cas le développement complet des caractères sexuels somatiques s'effectue pendant la saison où, normalement, les espèces étudiées sont au plein repos géné-

tal. On peut ainsi décaler complètement dans le temps le cycle de développement des caractères sexuels somatiques.

Toutes les oscillations importantes de la nutrition, qu'elles soient naturelles ou expérimentales, sont accompagnées d'oscillations de même sens dans le développement des caractères sexuels somatiques.

Les sujets précédents avaient subi des opérations variées (castration partielle ou totale, greffe de clitellum, etc...). Etant donné que ces opérations, comme je l'ai longuement prouvé, n'ont aucune influence sur l'évolution des organes sexuels, il n'y a aucune raison de penser que les résultats fournis par les opérés (surtout des séries « transplantations ») ne s'appliquent pas aux individus normaux. Pour en avoir la certitude, j'ai répété les expériences précédentes sur une série de lots d'animaux normaux. J'en résume ici deux.

Expérience I.

Porte sur des *A. terrestris* et *A. longa* tous pourvus de *C. s. s.* développés au maximum. Ils ont été récoltés à Melun, dans le même jardin que tous les sujets précédents, le 7-4-27. Jusqu'au 2-6-27, ils sont tous conservés dans deux grands pots, avec une quantité très faible de feuilles mortes. A cette dernière date, ils ont tous leurs *C. s. s.* régressés. Le 2-6-27, je les répartis par groupes de 10 dans 5 grands pots, formant 3 séries. Je résume ci-dessous l'histoire de ces trois séries.

1^{re} Série : suroimentation. — 2 pots, de 10 vers chacun, avec feuilles mortes.

1^{er} Pot.

2- 6-27. Début de l'expérience. 10 vers, tous *C. s. s.* rég.

27- 6-27. Restent 8 vers. *N++*. *C. s. s.* rég.

1- 8-27. Restent 7 vers : 3 à tube digestif très garni donc *N++*. *C. s. s.* début développ.

4 vers à tube digestif moins garni. *C. s. s.* rég.

4-10-27. Restent 6 vers : 1 *petit*, noirâtre : a certainement mal mangé. *C. s. s.* rég.

1 *C. s. s.* presque Max.

4 *C. s. s.* Max.

Ces derniers se sont accouplés, car la terre renferme 6 cocons. Poids total : 38 gr. 6. Poids moyen : 6 gr. 4.

2^e Pot.

2- 6-27. Début de l'expérience. 10 vers. Tous *C. s. s.* rég.

20- 7-27. Restent 7 vers. *N*+++. *C. s. s.* rég. ou début dévelop.

4-10-27. *N*+++. Restent 4 individus.

1 *C. s. s.* encore peu dévelop.

3 *C. s. s.* Max.

Poids total : 24 gr. Poids moyen : 6 gr.

Ces expériences où plusieurs vers sont conservés dans un même pot ne permettent pas de suivre exactement la marche de l'alimentation pour chaque individu. Aussi n'y faut-il considérer que les moyennes. Ici, sur 10 individus restants (les autres morts ou enfuis) 7 ont des *C. s. s.* Max., 1 des *C. s. s.* presque Max., enfin sur les deux dont les *C. s. s.* sont encore régressés, l'un d'entre eux, amaigri, a certainement mal mangé ; l'autre commençait à manifester un début de développement des *C. s. s.*

2^e Série : *alimentation insuffisante*. — 2 pots de 10 vers chacun. Nourriture : terreau seul.

1^{er} Pot.

2- 6-27. 10 vers, tous *C. s. s.* à peu près rég. (pas toujours).

20- 7-27. Terre et terreau changés. Même état.

10-11-27. Restent 9 individus. *N* en général ++.

8 individus *C. s. s.* complètement rég.

1 *C. s. s.* un peu dévelop.

Poids total : 31 gr. 5. Poids moyen : 3 gr. 5.

2^e Pot.

2- 6-27. 10 vers, tous *c. s. s.* à peu près rég.

20- 7-27. Terreau changé. Même état.

10-11-27. Restent 5 vers. *N* en général ++.

4 vers *c. s. s.* complètement rég.

1 ver *c. s. s.* Max.

Poids total : 15 gr. 5. Poids moyen : 3 gr. 1.

Sur 14 individus restants à la fin de l'expérience, 12 possédaient des *C. s. s.* complètement régressés, 1 des *C. s. s.* légèrement développés, enfin 1 était malgré tout parvenu à la maturité génitale. Ce dernier cas n'est pas absolument isolé. Un petit nombre d'*Allolobophora terrestris* ou *longa*, s'ils absorbent d'énormes quantités de terreau, peuvent temporairement arriver à la maturité génitale.

3^e Série : *inanition totale*. — 1 pot. 10 vers mis sur sable seul, sans terre ni feuilles le 2-6-27.

4-10-27. Restent 5 individus, dont un mourant, rejeté. Les 4 autres sont en bon état, mais très réduits et d'aspect infantile. *C. s. s.* réduits à des traces à peine visibles. Poids de ces 4 vers : 6 gr. 2, soit un poids moyen de 1 gr. 53.

Expérience II.

10 *Allotobophora longa* ramenés de Melun le 7 janvier 1928. Choisis dans un lot de plusieurs centaines : tous en excellent état, tous de même taille, tous au maximum d'activité génitale, donc *C. s. s.* Max.

8-4-28. Mis en grand pot avec *sable seul* (inanition expérimentale). Poids total : 42 gr. Poids moyen : 4 gr. 2

20-4-28. Restent 10 vers. Très amaigris : poids total 27 gr. Tous *C. s. s.* extrêmement rég. — Fin du jeûne à cette date. Désormais pourvus d'une provision abondante de feuilles de tilleul.

6-6-28. Toujours 10 vers. *N++*. Poids total : 32 gr. 5. Encore tous *C. s. s.* rég.

31-7-28. Toujours 10 vers. *N++* (mais provision de feuilles un peu insuffisante pour leur appétit). Poids total : 38 gr. 2. Poids moyen : 3 gr. 8. 2 individus *C. s. s.* Max. — 3 individus *C. s. s.* en dévelop.; — 5 individus *C. s. s.* rég.

15-10-28. Restent 9 vers (un mort ou enfui). *N++*. Poids total : 43 gr. 7. Poids moyen : 4 gr. 7. — 8 individus *C. s. s.* Max. — 1 individu *C. s. s.* presque Max (Clitellum déjà un peu saillant).

Les autres expériences effectuées sur un grand nombre de sujets normaux ont donné des résultats identiques. Elles sont moins précises que les précédentes, conduites sur des sujets observés isolément, mais elles parlent si évidemment dans le même sens que nul doute ne peut subsister sur la valeur générale de toutes celles que j'ai exposées en premier lieu.

Sur les centaines de cas que j'ai suivis minutieusement, je n'ai jamais vu un cas où une chute nette dans l'alimentation n'ait pas été suivie de la régression au moins partielle des caractères sexuels somatiques ; pas un cas non plus où une suralimentation notable n'ait eu pour conséquence, si elle était poursuivie assez longtemps, le développement maximum de ces caractères.

Toutes les fois que le poids des sujets était noté, il marquait une augmentation à chaque période de développement des caractères sexuels somatiques, et une chute lors de leur régression ⁽¹⁾.

(1) Les variations de poids des Lombriciens n'ont d'ailleurs un sens que si elles sont notables. En effet, ces animaux peuvent avoir le tube digestif plus ou moins garni. Il est bon, pour obtenir des chiffres comparables, de les faire jeûner pendant un jour ou deux avant de les peser : ils ont alors évacué la plus grande partie de leur nourriture. — D'autre part, les Lombriciens sont parfois atteints d'une véritable hydropisie, d'ailleurs souvent passagère et bénigne. Les sujets hydropiques, gorgés d'eau, ne peuvent évidemment être utilisés pendant leur maladie pour des comparaisons de poids.

Suralimentation prolongée.

Tous ces résultats conduisent à penser que le développement des caractères sexuels somatiques est sous la dépendance étroite de la nutrition. S'il est vraiment réglé par des facteurs nutritifs, on doit pouvoir non seulement, comme j'y suis facilement parvenu, décaler dans le temps son cycle, mais, en réalisant une suralimentation constante, supprimer ce cycle et obtenir des animaux dont le clitellum est développé au maximum, sans fléchissement, pendant au moins un an.

Chez des animaux normaux, cette expérience ne paraît pas réalisable. En effet, la suralimentation n'est possible que si l'appétit reste considérable pendant toute la durée de l'expérience projetée. Or, j'ai exposé au chapitre *Biologie* que l'appétit des deux espèces étudiées *A. terrestris* et *A. longa* est cyclique, et devient nul chaque année pendant plusieurs mois, pendant et un peu avant la période de diapause. Dans les conditions ordinaires, même très favorables comme dans mes élevages, les animaux normaux ne s'alimentent jamais au maximum pendant plus de 6 à 9 mois par an, en général même 4 ou 5 mois seulement. Il en est de même chez tous les opérés conservés isolément, et même chez tous ceux qui sont conservés par couples, *sauf les castrats totaux*. Ces derniers en effet, réunis deux à deux, s'accouplent très fréquemment, et, probablement sous l'influence de ces accouplements répétés, conservent un appétit considérable et constant pendant une durée extrêmement longue (voir l'histoire détaillée de ces couples au chapitre *Castrations*). Corrélativement, les caractères sexuels somatiques restent développés au maximum pendant une période de même étendue. J'ai ainsi dans mes élevages une série de castrats totaux (*C 77*, *C 111*, etc...) dont ces caractères sont développés au maximum sans interruption depuis 17 mois, et demeurent à cet état, ce qui permet de penser que cette durée, qui est déjà *le triple* de la durée moyenne normale, sera largement dépassée. Le procédé : castration et accouplement des castrats permet donc, dans certains cas (pas chez tous les sujets) de supprimer la diapause, de maintenir pendant au moins 17 mois l'appétit à un taux considérable, et, en fournissant toujours la nourriture en excès, *de transformer ainsi des espèces à*

développement cyclique des caractères sexuels somatiques en espèces où le développement maximum de ces caractères est permanent.

Je crois donc pouvoir considérer comme établi que, chez *A. terrestris* et *A. longa*, le cycle de développement des caractères sexuels somatiques est sous la dépendance de la nutrition. Nous avons vu au chapitre « anatomie », et cela était confirmé par l'examen des coupes histologiques de castrats partiels, que le développement des organes génitaux était toujours lié dans le temps à celui des caractères sexuels somatiques. Puisqu'il n'y a pas de relation causale entre ces deux catégories d'organes, c'est que leur développement est réglé par le même facteur. L'ensemble des manifestations de l'activité génitale est donc conditionné par des facteurs nutritifs.

Données de l'observation dans la nature.

Les notions d'origine expérimentale que je viens d'exposer sont tout-à-fait en accord avec les données de l'observation des espèces étudiées dans la nature. Dans leur milieu naturel, ces animaux sont en effet en activité génitale pendant l'automne, l'hiver et le début du printemps : c'est le moment où les feuilles mortes couvrent le sol, et, comme l'appétit est considérable à ce moment, ils se nourrissent abondamment. Dès mars, dans le jardin de Melun où j'ai fait mes observations avec l'aide du jardinier M. GUILLAUME, les feuilles mortes sont épuisées, ou complètement décomposées. Il est difficile dès lors de trouver à cet endroit des *Allolobophora longa* ou *A. terrestris* en activité génitale : presque tous sont au repos. A partir de mai, ils sont presque introuvables, étant profondément enfouis dans le sol et enroulés. La période de diapause a commencé, et se prolongera jusqu'aux pluies abondantes d'automne. Les animaux que l'on peut alors découvrir en creusant la terre sont tous au repos génital. En octobre, les vers sont revenus à la surface. Si septembre a été sec, les animaux se sont éveillés tard et il faut attendre novembre — le temps d'une nutrition suffisante — pour que les vers en activité génitale soient nombreux. Si la fin de l'été a été pluvieuse, ou si l'on a eu soin d'arroser copieusement et régulièrement un carré du

jardin (ce que M. GUILLAUME a très aimablement réalisé pour moi), on trouve dès le début d'octobre un grand nombre d'animaux en pleine activité génitale. J'ai vérifié ces faits loin de là, en Auvergne, sur *A. caliginosa*, Sav., espèce voisine des précédentes.

*
* *

Conclusions.

Les variations nutritives suffisent-elles à expliquer toutes les phases de l'activité génitale ? Je précise que, dans tout ce qui précède, il n'a été question *que des adultes*. Or, j'ai fait remarquer à propos des transplantations de la série $G/\frac{A}{T}$, que le facteur de développement du clitellum n'existe pas chez le jeune et apparaît à la puberté pour la première fois. Il disparaît ensuite à chaque période de repos génital, pour réparaître à chaque période d'activité. Il est possible que ce facteur *immédiat* de la maturité génitale soit une hormone, d'origine inconnue et certainement étrangère aux glandes génitales. Cette hormone pourrait être sécrétée, à partir de la puberté, d'une manière continue, mais ne manifester son action que si la nutrition est suffisante ; elle pourrait au contraire n'être sécrétée que périodiquement, sous l'influence d'une nutrition abondante. Mais l'existence d'une telle hormone est encore purement hypothétique, et il est possible qu'il se produise simplement, à la puberté un changement du métabolisme nutritif accessible à l'analyse chimique (1).

Toutefois, immédiatement ou par l'intermédiaire d'autres substances, ce sont bien les modifications nutritives qui règlent, chez les Lombriciens *adultes*, les manifestations de la sexualité. Je rappelle enfin que, au moins pour le clitellum, un certain état de maturité, dont je n'ai pu établir encore que l'existence, est nécessaire pour que les facteurs nutritifs manifestent leur action. Cette maturité n'est atteinte qu'à un certain degré de développement du jeune.

(1) J'emploie le terme hormone au sens étroit de substance déversée dans le milieu intérieur par certaines cellules, et capable d'exercer une action élective sur certaines autres cellules, même à dose très minime. Il est bien évident, d'ailleurs qu'il n'y a pas, entre de telles substances et tous les autres composés chimiques qui circulent dans le sang, de différence essentielle. La distinction est toute provisoire et tient à l'imperfection de nos connaissances chimiques.

CHAPITRE VII

DISCUSSION DES RÉSULTATS ET CONCLUSIONS

I. — Bilan des résultats obtenus relativement aux Lombriciens.

J'ai, pour la première fois, réussi chez deux Lombriciens [*Allolobophora terrestris* (Savigny 1826), AVEL, 1929 et *A. longa*, Ude] la castration chirurgicale simple, sans lésion accessoire d'aucun organe important. J'ai réalisé les types de castration suivants :

Castrations partielles, consistant en l'ablation soit de la totalité des ovaires, soit de la totalité des testicules, soit de la totalité des vésicules séminales, soit de la totalité des organes de deux de ces catégories, ceux de la troisième subsistant seuls. En tout, donc, six types de castration partielle. Toutes ces opérations ont été effectuées sur des adultes.

Castrations totales : ablation de la totalité des glandes génitales des deux sexes et de leurs annexes directes, c'est-à-dire des 4 testicules, des 8 vésicules séminales, des 2 ovaires et des 2 réceptacles ovariens. Ces dernières castrations ont porté soit sur des adultes (*castrations postpubérales*), soit sur des jeunes avant la maturité génitale (*castrations prépubérales*).

La durée des expériences a varié de 1 an à près de 3 ans. Les castrats — comme tous les autres opérés — ont été conservés dans d'excellentes conditions matérielles, et la majorité d'entre eux a été suralimentée, de sorte que ces sujets ont pu atteindre des tailles et des poids très supérieurs à la taille et au poids moyens des animaux de même espèce et de même âge pris dans la nature. Quelques-uns d'entre les plus âgés, toujours vivants et en parfaite santé d'ailleurs, atteignent des proportions gigantesques (jusqu'à 20 centimètres et plus de longueur lorsqu'ils sont contractés), et pèsent jusqu'à 16 gram-

mes : dimensions et poids qui sont très rares chez les individus qu'on peut capturer dans les champs ou dans les jardins.

Les castrations sont en général définitives. J'ai débité en coupes sérieées la région génitale et les segments voisins dans leur totalité chez une quarantaine de castrats totaux ou partiels. En outre, j'ai disséqué avec le plus grand soin, sous un fort grossissement du microscope binoculaire de GREENOUGH, toute la région antérieure (jusqu'au clitellum) de quelques autres castrats, totaux ou partiels. J'ai pu m'assurer ainsi que les testicules et les ovaires ne régénèrent généralement pas. Les vésicules séminales régénèrent plus souvent, mais pas toujours. Les réceptacles ovariens ne régénèrent pas.

Chez tous ces castrats *sans aucune exception* (donc même chez ceux qui ne possédaient plus la moindre trace des organes génitaux), tous les caractères sexuels somatiques (clitellum, tubercules de la puberté, papilles clitellaires ventrales, lèvres glandulaires des orifices génitaux mâles, coussinets glandulaires des segments génitaux [pseudo-« glandes capsulogènes » d'UDEKEM]) ont subi exactement la même évolution que chez les entiers, à condition que les sujets aient été suffisamment alimentés. Les castrats ne diffèrent ainsi des entiers par aucune particularité externe.

J'affirme donc que (contrairement à ce que prétend HARMS en se fondant sur un petit nombre d'expériences, d'ailleurs entachées d'erreur), le développement et l'évolution cyclique des caractères sexuels somatiques des Lombriciens n'est pas sous la dépendance des testicules, ni d'aucune des glandes génitales, ni même de leurs annexes directes (vésicules séminales, réceptacles ovariens).

Mes expériences de castration partielle établissent de même que le développement et le cycle des différentes parties des deux appareils génitaux mâle et femelle (testicules, vésicules séminales, pavillons génitaux mâles, — ovaires, réceptacles ovariens, pavillons génitaux femelles) n'est lié directement, pour aucun de ces organes, à la présence d'aucun des autres : il n'y a pas entre eux de relation causale.

Les caractères sexuels psychiques ne sont pas, non plus, modifiés par la castration. Les castrats totaux témoignent d'une ardeur génitale que l'opération n'a pas affaiblie. Ils s'accou-

plent très fréquemment entre eux, au moins aussi souvent que les entiers, et d'une manière absolument normale. Toutefois, même après des accouplements répétés, ils ne sécrètent généralement pas de cocon (sur 10 couples de castrats, 2 seulement m'ont fourni des cocons). Ce dernier fait nécessite de nouvelles recherches.

Toutes les parties des appareils génitaux (principales, annexes directes ou accessoires : caractères sexuels somatiques) évoluent donc indépendamment les unes des autres. L'observation des cycles génitaux montre pourtant que leur évolution est toujours liée dans le temps sensiblement de la même manière. Il doit donc exister un facteur commun qui détermine à la fois et d'une manière indépendante l'évolution des organes génitaux et des caractères sexuels somatiques.

Pour en acquérir la certitude, et pour chercher la nature de ce facteur, j'ai effectué des transplantations de tous les caractères sexuels somatiques. Les greffons étaient prélevés sur des individus à un certain état d'évolution de ces caractères, et transplantés sur d'autres individus à un stade différent du cycle sexuel. En particulier, j'ai greffé à des adultes de *Lumbricus terrestris*, L. en pleine maturité génitale la région clitellaire d'individus de même espèce très jeunes, encore tout à fait infantiles. Dans tous les cas, l'organe greffé s'est mis en accord avec l'organe homologue du porte-greffe, et, par la suite, ces deux organes ont toujours évolué d'une façon synchrone, et indépendamment du régénérat ou de la partie restante du même organe sur le donneur.

Ce résultat démontre que les caractères sexuels somatiques ne se développent pas par autodifférenciation, mais sont sous la dépendance d'un facteur d'ordre général. Comme, dans les greffes hétérotopiques, les connexions nerveuses sont changées, ce facteur ne saurait être de nature nerveuse. Il ne peut être que de nature humorale.

Ce facteur humoral est sinon d'ordre purement nutritif, du moins sous la dépendance étroite de la nutrition. En effet, l'inanition ou même la sous-alimentation empêchent le développement des caractères sexuels. Au contraire, une suralimentation notable, quand on peut la réaliser, provoque toujours leur apparition. Il y a toujours, pour un même individu *au cours*

d'une même année ⁽¹⁾, parallélisme entre les variations de poids et celles des caractères sexuels. Lorsque la quantité de nourriture offerte est constamment en excès, le cycle des caractères sexuels est déterminé par un remarquable cycle de l'appétit, qui est lui-même sous l'influence de causes internes encore mal connues.

J'ai pu ainsi expérimentalement déplacer à volonté dans le temps le cycle des caractères sexuels, germinaux et somatiques. J'ai pu aussi le modifier complètement. Des animaux convenablement sous-alimentés peuvent demeurer au repos génital complet pendant plus d'un an. Il est plus difficile de prolonger le développement des caractères sexuels, puisqu'ils dépendent, en dernière analyse, de variations cycliques de l'appétit, dont les causes paraissent être internes. Pourtant, chez les castrats *conservés par couples*, l'appétit, probablement sous l'influence des accouplements répétés, reste considérable pendant une période anormalement longue. Dans quelques cas, j'ai pu ainsi obtenir des *A. terrestris* ou *A. longa* dont les caractères sexuels somatiques restent développés au maximum depuis plus de 17 mois sans interruption, au lieu de 4 à 6 mois en moyenne. Ces castrats se trouvent ainsi pratiquement transformés en animaux à clitellum permanent. Ce fait paradoxal constitue une des preuves les plus remarquables du rôle de la nutrition.

Les considérations précédentes s'appliquent aux espèces *A. terrestris* et *A. longa* et expliquent le cycle génital des adultes. Mais la puberté met en jeu, en outre, d'autres facteurs. Le début du premier cycle sexuel, c'est-à-dire la puberté, peut lui aussi être inhibé par une nutrition insuffisante. Toutefois les individus très jeunes, même suralimentés, ne présentent aucun signe précoce de maturité sexuelle. L'étude de plusieurs transplantations de la série $Gf \frac{A}{I}$ montre, nous l'avons vu, que le facteur humoral de développement du clitellum n'existe pas chez le jeune, qu'il apparaît à la puberté pour la première fois, et que désormais, chez l'adulte, il disparaît à chaque période

(1) Pendant chaque période annuelle d'activité génitale le poids des sujets subit un accroissement notable, de sorte qu'à la régression qui suit, le poids du corps est plus élevé que lors de la période précédente de repos sexuel. Le poids minimum pour lequel l'activité génitale est atteinte est donc, pour une même espèce, d'autant plus grand que le sujet est plus âgé.

de repos génital pour reparaitre à chaque période d'activité sexuelle. *Il apparaît donc à la puberté un facteur nouveau.* Il est possible que ce facteur *immédiat* de la maturité génitale soit une hormone, d'origine inconnue, mais certainement étrangère aux glandes génitales. Cette hormone pourrait être sécrétée, à partir de la puberté, d'une manière continue, mais ne manifester son action que si la nutrition est suffisante; elle pourrait, au contraire, n'être sécrétée que périodiquement, sous l'influence d'une nutrition abondante. Mais l'existence d'une telle hormone est encore hypothétique, et il est possible qu'il se produise simplement, à la puberté, un changement dans le métabolisme nutritif ne mettant en jeu que des substances accessibles à nos méthodes actuelles d'analyse chimique.

Je rappelle en outre que, au moins pour le clitellum, un certain état de maturité, dont les expériences de la série $Gf L \frac{I}{A}$ m'ont permis d'établir l'existence, est nécessaire pour que les facteurs nutritifs manifestent leur action. Cette maturité n'est atteinte qu'à un certain degré de développement du jeune.

Il n'en reste pas moins vrai que, immédiatement ou par l'intermédiaire d'autres substances, ce sont bien les modifications nutritives, réglées elles-mêmes par un cycle de l'appétit, qui conditionnent, chez les Lombriciens *adultes* les manifestations de la sexualité.

Comparaison des résultats obtenus chez les Lombriciens avec les faits de même ordre relatifs aux autres animaux.

Le déterminisme des caractères sexuels somatiques n'est connu que chez un petit nombre d'animaux. Seuls les Vertébrés et les Insectes ont été l'objet de recherches approfondies. Pour des embranchements entiers la question n'a même pas été abordée. Je vais résumer les principaux faits acquis.

Planaires. — A. VANDEL (1922) a étudié expérimentalement le déterminisme du développement des organes copulateurs chez les Planaires. Ces organes se forment, dit-il, « tout-à-fait indépendamment des gonades et ne se mettent que plus tard en connexion avec elles ». On peut donc les considérer comme

de véritables caractères sexuels secondaires. Les organes copulateurs apparaissent, au cours du développement embryonnaire, après les glandes génitales. Chez une planaire américaine (*Pl. maculata*), on observe une alternance de générations sexuées et asexuées. Lors du passage de la forme sexuée à la forme asexuée, les gonades régressent, puis disparaissent. L'organe copulateur régresse puis disparaît corrélativement. Lors du retour à l'état sexué, les gonades réapparaissent et, un peu plus tard, l'appareil copulateur se reconstitue à son tour (CURTIS, 1902).

Ces faits semblent indiquer l'existence d'une relation de cause à effet entre les gonades et l'appareil copulateur. Ils ont suggéré à VANDEL des expériences intéressantes.

Cet auteur enlève à des *Polycelis cornuta*, Johnson, toute la partie postérieure, entraînant avec elle l'appareil copulateur. Si les individus ainsi mutilés sont conservés à une température basse (9 à 13°), ils régénèrent, avec l'extrémité postérieure enlevée, l'appareil copulateur. S'ils sont, au contraire, portés dans un thermostat à 20°, ils régénèrent encore l'extrémité postérieure, mais sans organes copulateurs. Or, chez ces individus soumis à l'action d'une température relativement élevée, les gonades ont dégénéré et disparu. Si les planaires sont privées à la fois de l'appareil copulateur (comme il vient d'être indiqué) et des ovaires (par une section transversale passant en arrière de ces derniers organes) puis conservées à basse température, elles régénèrent l'appareil copulateur.

VANDEL conclut de ces expériences que l'appareil copulateur est sous la dépendance directe des testicules et, probablement, se développe sous l'influence d'une hormone issue, de ces derniers organes. Toutefois, et VANDEL le reconnaît lui-même, les expériences de castration par la chaleur sont susceptibles *a priori* d'une interprétation qui en modifie la portée : la chaleur peut agir directement sur le développement de l'appareil copulateur, en même temps que sur les gonades ; la régression de cet appareil ne serait alors pas due à la castration. Le cas des Lombriciens rend cette dernière interprétation aussi vraisemblable que celle d'une influence indirecte par l'intermédiaire des gonades. En effet, chez les Lombriciens, caractères sexuels somatiques et glandes génitales sont indépendants,

mais présentent la même sensibilité à la nutrition par exemple. Il pourrait en être de même, chez les Planaires, vis-à-vis de la chaleur.

Pour choisir entre les deux interprétations possibles, il serait nécessaire de castrer les planaires par des actions locales, qui ne puissent atteindre que les testicules ; mais une telle opération ne paraît pas facile. En outre, les testicules ainsi enlevés ne tarderaient pas à régénérer.

Nématodes. — A ma connaissance, aucune expérience n'a été entreprise sur les relations entre glandes génitales et caractères sexuels somatiques chez les Nématodes. Cependant, un cas fort intéressant d'aplasie des glandes génitales a été décrit, en 1920, par DRAGOÏU et FAURÉ-FRÉMIET. Il s'agit d'un *Ascaris megalocephala* adulte (20 cm. de longueur) qui présentait tous les caractères sexuels somatiques d'une femelle, mais dont l'utérus ne renfermait aucun œuf. L'étude histologique de la totalité de l'ovaire et des voies génitales a montré que l'animal était dépourvu de toute trace de cellules germinales. Les caractères sexuels somatiques des Nématodes paraissent donc être indépendants des cellules germinales.

Insectes. — Le problème des relations entre soma et glandes génitales a suggéré, chez les Insectes, de nombreuses et importantes recherches. La castration totale est relativement facile à effectuer chez certaines chenilles, aussi les Lépidoptères ont-ils été le matériel préféré pour cette opération. Une série d'auteurs, depuis OUDEMANS (1897), ont ainsi pratiqué des castrations chirurgicales sur des chenilles variées, parfois très jeunes. Les travaux les plus étendus sont ceux de KOPÉČ (1908 à 1913) ; ils ont porté principalement sur *Lymantria dispar*, espèce où le dimorphisme sexuel est très accentué. Toutes les expériences de castration ont donné des résultats concordants : les larves castrées qui parviennent à la métamorphose donnent naissance à des adultes pourvus de caractères sexuels secondaires identiques à ceux des entiers. HEGNER (1908 à 1914) a réussi à enlever à des œufs de *Leptinotarsa*, avant la segmentation, le pôle où apparaissent les cellules germinales primitives. De ces œufs sont sorties des larves privées même de l'ébauche des glandes

génitales, et certains individus ont pu être élevés jusqu'à l'état adulte. Ces adultes étaient, pour le soma, y compris le tractus génital, semblables en tout point aux entiers. Pourtant, ils n'avaient jamais présenté trace de cellules germinales. Les expériences de HEGNER sont extrêmement importantes, car elles éliminent la possibilité d'une détermination très précoce des caractères sexuels secondaires par les glandes génitales encore à l'état d'ébauche.

Tout récemment R. GEIGY (1928), opérant sur des œufs de *Musca domestica*, a réussi à détruire électivement, par des projections localisées de rayons ultra-violets, la zone des cellules germinales au moment où ces dernières se tiennent au pôle postérieur. Les œufs ainsi traités se sont développés et ont donné des mouches adultes castrées dont l'opération si précoce n'avait diminué en rien la vitalité. Chez ces adultes, les caractères sexuels secondaires (armatures mâles, voies génitales, réceptacles séminaux, glandes accessoires, etc...) étaient absolument normaux. Il y a là une très belle confirmation des expériences de HEGNER, et il est certain que, chez les insectes, les caractères sexuels secondaires peuvent se développer en l'absence totale de glande génitale.

MEISENHEIMER, KOPEC, KLATT, PRELL, ont transplanté à des chenilles castrées des glandes génitales hétérologues. Les expériences les plus étendues sont celles de KOPEC (1911), sur *Lymantria dispar*. Cet auteur a réussi à transplanter successivement, à des chenilles castrées (dont le sexe avait, naturellement été identifié avec certitude avant la castration), un grand nombre de glandes génitales prélevées sur des chenilles de l'autre sexe. Ces glandes génitales ont continué, sur le soma hétérologue, à se développer normalement jusqu'à maturité. Cependant, les mâles ainsi pourvus d'un excès d'ovaires, et les femelles pourvues d'un excès de testicules, n'ont pas subi le moindre changement de leurs caractères sexuels somatiques ou psychiques originels. Par exemple, un papillon mâle, castré à l'état de très jeune chenille (après la 2^e mue), puis pourvu de 5 ovaires, s'est accouplé comme un mâle normal avec une femelle castrée au même âge, et porteuse de 5 testicules greffés après la castration.

Les expériences de MEISENHEIMER et KLATT concordent avec

celles de KOPÉC. Seul PRELL (1913) a obtenu des résultats légèrement différents sur *Cosmotriche potatoria*. Chez ce papillon, les mâles sont d'un brun-violet foncé, les femelles jaunes. Sous l'influence du froid, les deux sexes convergent vers un type intermédiaire brun-jaune. Les mâles castrés et pourvus d'une greffe d'ovaire, conservés dans des conditions normales, ont présenté quelquefois une couleur plus claire que celle des mâles ordinaires, et qui se rapprochait de celle de la forme moyenne obtenue par des élevages à basse température. Par contre, chez les femelles, la castration suivie de greffe de testicules n'a pas eu d'effet sur le soma. Des expériences analogues effectuées sur des Vanesses, très sensibles on le sait elles aussi à l'influence de la température, n'ont au contraire amené aucun changement chez les opérés par rapport aux témoins. PRELL pense donc que chez certains papillons, mais chez certaines espèces seulement, la castration ou la greffe de glandes hétérologues peuvent exercer une influence sur les caractères sexuels secondaires. Cette opinion est combattue par KOPÉC (1923) pour les raisons qui suivent. PRELL, déclare en effet que les chenilles de *Cosmotriche* castrées ont été très fortement affectées par l'opération (grande perte de sang, refus de manger par la suite, etc...). Elles ont donc pu, sous l'influence du simple traumatisme chirurgical, devenir sensibles à de faibles variations des conditions extérieures, auxquelles les animaux normaux ne réagissent pas. Le fait que des Vanesses soumises au même traitement n'ont manifesté aucun changement n'affaiblit pas, comme le prétend PRELL, l'objection précédente, car si les Vanesses non opérées sont plus sensibles aux changements de milieu que les *Cosmotriche* non opérées, rien ne prouve que les choses restent semblables chez les chenilles blessées et malades.

Les résultats de presque tous les expérimentateurs concordent ainsi à établir qu'il n'y a, chez les Insectes, aucune influence réciproque entre gonades et soma. Les caractères sexuels secondaires se développent-ils alors par autodifférenciation, ou sont-ils, au contraire, sous la dépendance de facteurs somatiques d'ordre général, humoraux par exemple?

Cette dernière hypothèse a paru d'abord d'autant plus vraisemblable que, chez beaucoup d'insectes, le sang a dans les

deux sexes une composition notablement différente (DEWITZ 1909-1916), GEYER (1913-14), STECHE (1912), etc., voir bibliographie dans PRZIBRAM et BRECHER, 1919).

Quelques auteurs, en particulier KOPEĆ (1911), ont effectué chez des chenilles des transfusions de sang croisées entre individus des deux sexes, préalablement castrés ou non. Même dans le cas d'injections massives, l'influence sur les caractères sexuels somatiques a été nulle. Les échanges de sang entre individus de sexe différent provoquent souvent des phénomènes d'intoxication. Les expériences précédentes sont donc difficiles à interpréter exactement.

Une méthode préférable consiste à réaliser la greffe croisée d'ébauches de caractères sexuels secondaires, qui a l'avantage de mettre ces ébauches sous l'influence des humeurs de l'autre sexe à l'état pur. Ce dernier type d'expériences a été réalisé récemment (1923) par KOPEĆ. Cet auteur a prélevé à des chenilles de *Lymantria dispar* mâles, immédiatement après la mue qui précède la mue nymphale, les disques imaginaires des ailes, et les a greffés sur des chenilles femelles du même âge. L'opération, comme toutes les greffes de peau chez les Arthropodes, est extrêmement incertaine. Sur 120 opérés, deux seulement ont présenté une guérison et une bonne prise du greffon. KOPEĆ en a obtenu deux adultes dont les ailes ne se sont pas très bien dépliées, mais ont pu néanmoins être étudiées avec assez de soin pour qu'on puisse affirmer qu'elles présentaient tous les caractères d'ailes de mâles typiques. Elles n'avaient donc pas été influencées par le soma hétérologue.

Enfin, on connaît et l'on a étudié de très près un grand nombre d'insectes, trouvés par hasard, ou obtenus par des expériences, qui présentent une mosaïque de parties purement mâles et de parties purement femelles. C'est à de tels individus que l'on réserve actuellement le nom de *gynandromorphes*. La mosaïque de parties hétérologues peut être quelconque pour le soma, et quelconque pour les glandes génitales. Dans certains cas favorables, on a pu démontrer directement que les différences de sexe d'un point à l'autre provenaient d'anomalies de répartition des chromosomes sexuels, et il semble bien que cette explication soit valable chez les insectes pour tous les cas

(l'origine des anomalies chromosomiques n'étant, d'ailleurs, pas toujours la même).

L'ensemble des données que j'ai très rapidement résumées permet de considérer comme définitivement établi que, chez les insectes, les caractères de sexualité du soma lui appartiennent en propre et ne lui sont pas imprimés par les glandes génitales. Bien plus, il paraît certain que la sexualité, pour toutes les parties du corps, soma et glandes génitales, n'est pas ici une propriété générale, mais une propriété de chaque cellule. Le plus souvent, la sexualité est la même pour l'ensemble de l'animal; mais, dans des cas qui ne sont pas très rares, elle peut varier d'un point à l'autre, à la fois et indépendamment dans le soma et dans les glandes génitales (gynandromorphes en mosaïque). La détermination sexuelle est très précoce, et remonte à la fécondation; mais elle n'a pas la signification qu'on lui a longtemps prêtée. Chaque cellule résultant de la segmentation de l'œuf est mâle ou femelle, mais pas irrévocablement. C'est ce qu'établissent en premier lieu les très remarquables expériences de R. GOLDSCHMIDT sur *Lymantria dispar*. En croisant des races géographiques variées de ce Bombycien, GOLDSCHMIDT a pu obtenir à son gré, outre des mâles et de femelles normaux, un nombre immense d'intersexués, qui présentent pour l'ensemble du corps tous les passages du mâle à la femelle, et inversement. L'auteur a étudié de très près le développement de ces intersexués, qu'il obtient à volonté, et dont il peut prévoir le degré d'intersexualité d'après la nature des parents. Il a établi avec certitude que ces intersexués naissent avec un sexe bien déterminé, mâle ou femelle, et se développent conformément à ce sexe jusqu'à un certain stade, puis subissent un brusque virage et, à partir de ce moment, achèvent leur développement conformément au sexe opposé. Le degré d'intersexualité est ainsi d'autant plus grand que le *point de virage* est situé plus tôt dans le développement; il peut être tel que l'adulte ait tous les caractères du sexe opposé à son sexe originel (inversion du sexe). En aucun cas, toutefois, pas même lors d'une inversion totale du sexe, le génotype des intersexués n'est modifié. GOLDSCHMIDT a pu démontrer, par des croisements appropriés, que certains mâles, qu'aucun caractère anatomique ou psychique ne distinguait des

mâles normaux, mais que la nature des expériences conduisait à considérer comme des femelles à sexe inversé, possédaient effectivement la constitution génétique de femelles, étaient hétérogamétiques, et non homogamétiques comme les vrais mâles de papillons.

GOLDSCHMIDT a su donner une explication cohérente de ces faits si nouveaux et si déconcertants à l'abord. La possibilité de changement de sexe dans les deux sens implique pour chaque cellule une double potentialité. Chaque cellule posséderait donc les facteurs de détermination des deux sexes. Les gènes sexuels déclancheraient chacun une série de réactions aboutissant à l'élaboration de deux catégories de substances capables de déterminer chacune un sexe. Suivant que l'une ou l'autre de ces substances est en quantité prédominante, le sexe extériorisé est mâle ou femelle. Dans le cas normal, les vitesses des réactions de constitution des substances déterminatives du sexe sont telles que l'une des substances est toujours sécrétée en quantité prédominante, de sorte que la cellule poursuit toute son évolution avec le même sexe. Mais, si le rapport des gènes sexuels n'est pas normal, ce qui est précisément réalisé lors des croisements de certaines races, les vitesses des réactions peuvent à un moment se trouver égales, puis inversées. Ce serait la cause du changement de sexe.

Si cette explication, dont je ne donne ici que le squelette, s'approche de la réalité, on peut concevoir qu'un changement de certaines conditions extérieures puisse avoir la même influence qu'un rapport anormal des gènes sexuels sur les vitesses des réactions invoquées plus haut. Effectivement, EMELJANOFF (1924) a obtenu, en soumettant à des températures anormalement basses ou anormalement élevées des chrysalides de *Lymantria dispar*, un pourcentage notable (2/3) d'intersexués, les mâles étant d'ailleurs beaucoup moins modifiés que les femelles.

Il nous reste à examiner un dernier ordre de données : ce sont les faits dits de castration parasitaire, découverts par A. GIARD. Sous l'influence de parasites, les glandes génitales de certains insectes subissent une atrophie plus ou moins marquée. En même temps, les caractères sexuels secondaires de l'animal parasité se trouvent modifiés, dans quelques cas

même invertis. Les faits acquis dans ce domaine sont encore trop insuffisants pour qu'on en prétende donner une interprétation correcte. Cependant, il est certain que la modification des caractères sexuels secondaires n'est pas, comme le pensaient les premiers observateurs (qui ignoraient l'autonomie de ces caractères chez les insectes), une conséquence de la régression des glandes génitales. Le parasite exerce une action générale, qui se répercute sur tous les organes. Dans certains cas, comme celui des *Typhlocyba* parasités par des larves d'Hyménoptères ou de Diptères, les modifications consisteraient simplement en un affaiblissement des caractères sexuels somatiques (GIARD, 1889). Chez les *Andrena* parasitées par des *Stylops* (J. PÉREZ, 1886) les changements provoqués par le parasite sont plus remarquables. Beaucoup de caractères sexuels sont affaiblis, mais, en outre, les femelles parasitées présentent très généralement une coloration jaune de la face, qui, chez les individus normaux, est propre au mâle. PÉREZ figure dans son mémoire une série de femelles parasitées qui, pour ce caractère, constituent toute une gamme d'intersexualité. PÉREZ souligne d'ailleurs l'aspect intersexué de ces animaux.

Ces faits conduisent à penser que l'action des parasites atteint le mécanisme de détermination des caractères sexuels. La théorie de GOLDSCHMIDT permettrait de concevoir, au moins provisoirement, un mécanisme possible pour cette action : ce serait une modification dans la vitesse des réactions formatives des substances qui déterminent le sexe, modification telle que les rapports des quantités de ces substances finiraient par se trouver inversés. Cette conception, encore entièrement théorique, n'est toutefois pas inaccessible à l'expérimentation.

Crustacés. — Chez les Crustacés, les données relatives au problème des relations entre soma et glandes génitales sont encore très fragmentaires. Beaucoup de crustacés possèdent des caractères sexuels secondaires temporaires, dont le développement est lié dans le temps à l'activité des glandes génitales. Chez les Isopodes, en particulier, le développement des oostégites accompagne la maturité de l'ovaire et la ponte. A. VANDEL (1924) a montré que le cycle évolutif des oostégites chez divers Isopodes (*Trichoniscus provisorius* et *T. biformatus*,

Ligidium hypnorum, *Philoscia muscorum*) correspond exactement au cycle de maturation des œufs dans l'ovaire et est indépendant de la fécondation et même, chez les deux dernières espèces, de la ponte.

VANDEL signale une série de caractères sexuels secondaires analogues chez d'autres Crustacés, et souligne ainsi l'intérêt d'une étude expérimentale de leur déterminisme : « S'agit-il « d'une relation directe, de cause à effet, comme chez les « Vertébrés, ou le développement des gonades et des organes sexuels se trouve-t-il sous la dépendance d'un facteur commun réglant l'apparition de tous les caractères « sexuels ? »

Récemment (1926), V. HAEMMERLI-BOVERI a étudié de ce point de vue le sac ovigère d'*Asellus aquaticus* femelle. Le sac ovigère est formé de lamelles chitineuses qui, à la suite de mues successives, subissent des variations périodiques. Pendant le repos de l'ovaire, les oostégites sont petits et minces. Peu de temps avant la ponte, la femelle subit une mue à la suite de laquelle les oostégites apparaissent beaucoup plus grands et délimitent, en s'imbriquant, un sac dans lequel les œufs sont pondus même si la femelle n'a pas été fécondée. Après la ponte survient une autre mue, qui ramène les lames ovigères à leur état de repos. HAEMMERLI-BOVERI a détruit les ovaires par les rayons du radium (qui doivent être employés à dose massive). Les animaux ainsi castrés ont en général continué à subir des mues régulières, mais leurs sacs ovigères n'ont plus subi leur développement périodique et sont toujours restés à l'état de repos (oostégites petits et minces). Les oostégites d'*Asellus* seraient donc bien des caractères sexuels secondaires femelles dont l'évolution dépendrait directement de l'ovaire.

La conclusion précédente est très vraisemblable. Toutefois, une objection au moins théorique reste possible : les rayons du radium (surtout employés à dose massive) ont pu agir directement sur les caractères sexuels secondaires, dont la sensibilité est peut-être analogue à celle de l'ovaire. Seules des castrations chirurgicales permettront de trancher définitivement la question. Malheureusement, de telles opérations paraissent très difficiles à pratiquer sur des Crustacés. Elles ont été essayées deux fois sans le moindre succès, par STAMATI (1888)

sur l'écrevisse, et par PRZIBRAM (1917) sur un crabe (*Gelasimus pugnax*).

T. H. MORGAN (1920) a constaté que la transplantation de fragments de testicules ou d'ovaires à des crabes (*Gelasimus*) de sexe opposé ne modifie pas le développement des caractères sexuels secondaires.

Les données les plus étendues sont relatives à la castration parasitaire, spécialement chez les crabes infestés par des Sacculines. GIARD (1886) a eu le mérite de remarquer que les Crustacés envahis par ces parasites n'étaient pas toujours des femelles, comme on le croyait jusqu'alors, mais que les mâles, lorsqu'ils étaient atteints, subissaient un changement de sexe plus ou moins marqué, qui les faisait prendre pour des femelles. GEOFFREY SMITH (1906) a fait une étude très approfondie, sur un matériel immense, d'*Inachus mauretanicus* parasité par *Sacculina neglecta*. Il a pu constituer une série très complète de mâles parasités intersexués allant presque jusqu'à l'inversion du sexe. Les femelles parasitées présentent simplement un affaiblissement de leurs caractères sexuels.

Les modifications du mâle ne semblent pas pouvoir être considérées comme résultant de la castration par le parasite car, chez *Carcinus maenas* mâle, COURRIER (1921) a montré que la transformation de l'abdomen pouvait être très marquée bien que les testicules fussent encore assez développés et fonctionnels.

L'action du parasite paraît être générale, affecter à la fois le soma et les glandes génitales. Chez *Eupagurus* parasité par *Peltoqaster*, le soma des mâles devient intersexué comme chez les crabes parasités par des sacculines. En outre, comme l'a remarqué PORTS (1906), le testicule subit lui-même un changement de sexe et l'on y voit apparaître de petits œufs.

Chez les *Inachus* parasités, G. SMITH a constaté que les mâles fortement intersexués ont une glande génitale réduite à l'épithélium germinatif. Si l'on délivre l'animal de la sacculine qui l'épuise, il régénère une glande génitale fonctionnelle, mais intersexuée, où se développent indifféremment, côte à côte, des œufs et des spermatozoïdes d'apparence normale. G. SMITH a étudié en outre la composition du sang chez les mâles d'*Inachus* parasités : il a constaté qu'elle se rapproche de la composition du sang des femelles.

L'ensemble de toutes les données relatives aux Crustacés permet-il de savoir quelle est chez ces animaux la nature de la détermination des caractères sexuels secondaires ? *A priori*, trois modes de détermination sont possibles.

1° Conditionnement direct par la glande germinale.

2° Conditionnement par des modifications humorales indépendantes de la glande germinale.

3° Autonomie (autodifférenciation).

Les expériences de HAEMMERLI-BOVERI sur *Asellus* sont nettement (avec les réserves que j'ai indiquées) favorables au premier mode. Mais les constatations de COURRIER lui semblent opposées et favorables au second mode.

Chez les Crustacés mâles devenus intersexués sous l'influence d'un parasite, l'intersexualité peut atteindre tous les organes y compris la glande germinale, cette dernière avec un certain retard par rapport au soma. La composition du sang de ces mâles se rapproche de celle du sang des femelles. On peut voir dans ce dernier fait la cause du changement de sexe (2^e mode de conditionnement) mais il est possible que le changement de composition du sang ne soit lui-même qu'une conséquence de l'inversion sexuelle.

Les corrélations évolutives entre ovaire et caractères sexuels secondaires ne semblent pas compatibles avec une autonomie de ces derniers caractères ; mais on connaît chez les Crustacés un assez grand nombre de cas de gynandromorphisme qui ne permettent pas d'en éliminer *a priori* la possibilité.

En réalité nos connaissances relativement aux Crustacés sont trop fragmentaires pour permettre aucune conclusion. La très sommaire discussion que je viens d'esquisser montre qu'il est indispensable d'effectuer des castrations et des greffes de glandes génitales, et ceci à la fois chez les Crustacés inférieurs et chez les Crustacés supérieurs, car ces deux groupes semblent avoir fourni, à l'heure actuelle, des résultats assez contradictoires. Il est peu probable que le déterminisme des caractères sexuels secondaires ne soit pas le même chez tous les Crustacés, mais cette hypothèse ne peut être rejetée *a priori*.

Vertébrés. — Le déterminisme des caractères sexuels secondaires chez les Vertébrés a été étudié d'une manière approfondie.

La castration a été pratiquée dans les deux sexes chez un grand nombre d'espèces de Mammifères; d'Oiseaux et de Batraciens. A ma connaissance, on n'a jamais publié d'expériences analogues chez les Reptiles, et ce n'est que tout récemment (1928) que F. Bock a réussi chez les Poissons (Epinoche mâle et femelle) les premières castrations suivies d'une bonne guérison et d'une longue survie. Toutes les expériences concordent à montrer que, chez les Vertébrés, la plupart des caractères sexuels secondaires sont sous la dépendance directe des glandes génitales. Ces dernières sécrètent une hormone, qui est le facteur indispensable du développement des caractères sexuels somatiques.

La glande génitale des Vertébrés est un organe complexe comprenant, outre la glande germinale, des éléments destinés à nourrir cette dernière et un stroma conjonctif semé d'éléments remarquables : les cellules interstitielles. De ces tissus différents, quel est celui qui sécrète l'hormone génitale ? La destruction totale et définitive du tissu germinal a pu être réalisée au moyen des rayons X, le reste des glandes génitales étant respecté. Chez les animaux ainsi stérilisés, les caractères sexuels secondaires continuent à évoluer normalement. Ces caractères ne sont donc pas sous la dépendance de la glande germinale.

Dans les glandes génitales irradiées et stériles subsistent les cellules nourricières (le syncytium de Sertoli dans le cas du testicule) et les cellules interstitielles. L'étude des concordances évolutives entre les divers éléments des glandes génitales et les caractères sexuels secondaires, étude qui n'est d'ailleurs susceptible de fournir que des indications, donne des résultats discordants suivant les auteurs, de sorte que les spécialistes de la question sont à l'heure actuelle nettement partagés en deux camps. La séparation des cellules interstitielles et des cellules nourricières n'a pu être réalisée jusqu'ici expérimentalement, et les cas naturels où elle a été observée sont peu nombreux, et paraissent contradictoires. On n'a donc pu établir avec certitude quelle est l'origine exacte de l'hormone génitale chez les Vertébrés.

La classification morphogénétique suivante, due à ZAWADOWSKY (1926) résume assez bien l'état de nos connaissances sur le déterminisme des caractères sexuels.

1° *Organes génitaux*.

2° *Caractères pseudosexuels* (ou indépendants) qui différencient les sexes, mais sont indépendants des glandes génitales, et sont potentiellement présents dans les deux sexes (Ex. : plumage mâle des oiseaux).

3° *Caractères eusexuels* (ou dépendants) : caractères mâles et femelles qui ne se développent que sous l'influence d'hormones sexuelles.

4° *Caractères somatosexuels* : Caractères mâles et femelles, qui différencient les sexes, mais se développent sans intervention d'hormones génitales (Ex. : caractères sexuels somatiques des Insectes).

Les caractères sexuels ont, d'autre part, fait l'objet de recherches sur leur anatomie et sur leur fonction. Les matériaux accumulés ainsi sont immenses, et le lecteur qui désire approfondir le sujet pourra se reporter à l'excellent ouvrage récent de MEISENHEIMER : *Geschlecht und Geschlechter im Tierreiche*. Je n'entreprendrai pas de les résumer ici, même brièvement ; ils sont d'ailleurs, au moins dans ce qu'ils ont d'essentiel, connus de tous les zoologistes. Du point de vue anatomique et fonctionnel, une des meilleures classifications des caractères sexuels est la suivante, qui est due à POLL.

Différences sexuelles.

1) *Essentielles* (germinales) : glandes génitales.

2) *Accidentelles* :

a) génitales accessoires.

α. Internes : canaux évacuateurs des produits génitaux, glandes accessoires, etc...

β. Externes : organes copulateurs.

γ. Tokotrophiques internes et externes : organes utilisés pour l'élevage des jeunes.

b) extragénitales.

α. Internes : organes vocaux, différences psychiques, etc...

β. Externes : ornements, etc...

Un fait frappe immédiatement à la lecture de toutes les classifications des caractères sexuels, c'est qu'elles envisagent, toutes, des différences sexuelles. Chez les êtres supérieurs en effet, le sexe se présente toujours sous deux aspects, mâle et femelle, différents et en quelque sorte opposés. Aussi l'immense majorité des recherches sur le sexe concernent-elles exclusivement la description, ou l'étude du déterminisme, des deux aspects différents, mâle et femelle, du sexe. Certes, l'on connaît des organismes, dits hermaphrodites, chez lesquels tous les individus sexués sont semblables; mais, à l'analyse, ils semblent se révéler immédiatement comme des mosaïques de parties *différentes* mâles et femelles, et, par conséquent, ne pas constituer un cas à part.

Les Lombriciens apparaissent ainsi comme la juxtaposition de deux organismes : l'un mâle, dont les organes génitaux comprennent 4 testicules, 3 ou 4 paires de vésicules séminales, et les canaux évacuateurs du sperme; l'autre femelle, pourvu de 2 ovaires, de 2 réceptacles ovariens et d'oviductes. Les différenciations glandulaires de la peau qui apparaissent à la puberté, puis se développent à chaque maturité génitale, peuvent de même très probablement se répartir en caractères sexuels accessoires mâles et femelles. Les premiers comprendraient toutes les glandes de la peau ventrale (coussinets glandulaires de la région génitale, lèvres des orifices génitaux mâles, tubercules de la puberté et papilles clitellaires ventrales) qui semblent, d'après les recherches récentes, ne fonctionner que lors de l'accouplement, c'est-à-dire au moment où l'animal joue uniquement le rôle de mâle. Les seconds de ces caractères se réduiraient à la partie saillante (dorsale et latérale) du clitellum, qui paraît fonctionner surtout pour la sécrétion du cocon, au moment de la ponte, c'est-à-dire constituer un caractère sexuel accessoire femelle. Dans la classification de POLL, les premiers caractères trouveraient place dans la catégorie des caractères sexuels accidentels, division α (génitaux accessoires), groupe β : organes copulateurs; les seconds entreraient naturellement dans le groupe γ (caractères tokotrophiques) de la même division.

D'ailleurs, en se fondant implicitement sur des raisons analogues à celle que je viens de faire valoir, JOEST et HARMS consi-

dèrent comme évident que le clitellum des Lombriciens est un caractère sexuel secondaire. De même, VANDEL emploie cette dernière expression à propos des organes copulateurs des Planaires, organismes hermaphrodites comme les Lombriciens. Et cette expression est adoptée encore par quelques botanistes comme CORRENS pour désigner, dans des fleurs hermaphrodites, certaines pièces dont la présence paraît liée à celle des parties proprement génitales (1928, p. 30).

Si l'on tient à réserver le terme de *caractères sexuels secondaires* aux *différences sexuelles* (car la presque totalité des recherches semble rendre ces deux termes synonymes), je crois qu'il convient alors d'établir une autre notion pour les caractères liés à la sexualité sans être nécessairement différentiels des sexes : celle de *caractères de sexualité*, qui se définiraient comme l'ensemble des particularités anatomiques, physiologiques ou psychiques qui sont, dans les organismes, liées directement ou indirectement à la sexualité c'est-à-dire à la présence ou à l'activité des glandes génitales. L'étude morphogénétique des caractères de sexualité est donc avant tout celle des relations entre les glandes génitales et le soma.

Parmi les caractères de sexualité, un groupe particulièrement important est constitué par les caractères somatiques liés directement à la fonction sexuelle. L'ensemble de ce que j'ai appelé les caractères sexuels somatiques des Lombriciens rentre dans cette catégorie. Le déterminisme des caractères de ce type présente un intérêt spécial à cause de leur liaison fonctionnelle avec les gonades, mais il n'a été étudié, comme je l'ai exposé plus haut, que dans un petit nombre de groupes animaux. Néanmoins, la nature des corrélations réalisées s'est révélée très variable :

1° Relation de cause à effet entre cellules germinales et caractères somatiques liés directement à la reproduction. Ce mode, qui semblerait *a priori* devoir être fréquent, n'a été jusqu'ici démontré que dans le cas des oostégites d'*Asellus*. Peut-être est-il réalisé également chez les Planaires (A. VANDEL).

2° Relation de cause à effet entre certains éléments accessoires de la gonade et les caractères somatiques en question, et indépendance entre ces caractères et les cellules germinales. C'est le cas des Vertébrés.

3° Conditionnement des cellules germinales et des caractères somatiques de sexualité par un facteur commun. C'est le cas des Lombriciens.

4° Indépendance totale des gonades et des caractères somatiques de sexualité, mais en réalité, mécanisme de différenciation identique pour ces deux séries de dispositifs. C'est le cas des Insectes.

Le cas des Lombriciens apparaît ainsi comme constituant à lui seul une catégorie importante. Il est vraisemblable, d'ailleurs, que des recherches ultérieures montreront qu'il n'est pas isolé.

Les caractères sexuels secondaires et les caractères de sexualité relèvent de déterminismes très différents. Ils forment donc, très probablement, des groupes hétérogènes. En particulier, les caractères directement liés à la fonction sexuelle ne constituent pas un groupe qui ait plus d'unité que celui des organes de locomotion, par exemple.

Mes recherches sur les Lombriciens suggèrent enfin quelques réflexions au sujet du sexe somatique. Les recherches effectuées sur les Insectes permettent d'assurer que, chez ces animaux, le soma possède en propre des caractères de sexualité analogues à ceux de la glande génitale. En d'autres termes, les Insectes possèdent un véritable sexe somatique. Chez les autres animaux gonochoriques étudiés, surtout chez les Vertébrés, le soma paraît être neutre, et les caractères de sexualité qu'il peut revêtir lui seraient imprimés par la glande génitale. Il est probable, toutefois, qu'il y a là surtout une apparence, et que la constitution génotypique du soma est la même que celle des cellules germinales, c'est-à-dire différente dans les deux sexes.

On ne sait rien relativement à la constitution génotypique des hermaphrodites parfaits et constants, comme les Lombriciens, aussi ne peut-on émettre que des hypothèses au sujet de leur sexualité générale. Le fait que, privés de leurs glandes génitales, les Lombriciens continuent à s'accoupler et à présenter tous les caractères de sexualité du soma, oblige toutefois à attribuer à ce soma une certaine sexualité (je ne dis pas un

certain sexe) propre, mais de nature inconnue. L'étude de tous les caractères sexuels et de leur déterminisme chez les hermaphrodites parfaits élargira sans doute notablement les notions relatives à la sexualité, dont l'alternative mâle-femelle n'est qu'un des aspects.

Résumé du mémoire.

1) Dans un premier chapitre, je décris en détail ma méthode d'élevage des Lombriciens. Elle est suffisamment au point pour permettre de conserver des vers captifs pendant des années, dans des conditions plutôt plus favorables que les conditions naturelles. Mes sujets atteignent en effet des tailles énormes.

2) Dans le second chapitre, je résume rapidement l'essentiel de nos connaissances sur le mode de vie et la nutrition des Lombriciens, puis je décris la reproduction (accouplement, sécrétion du cocon), le cycle des différentes fonctions (nutrition, reproduction, régénération) et la diapause chez *Allolobophora longa*, Ude et *A. terrestris*, Savigny. A moins de mention spéciale, il sera désormais question exclusivement de ces deux espèces, sur lesquelles j'ai effectué la presque totalité de ce travail.

3) Le troisième chapitre est consacré à la description anatomique des appareils génitaux mâle et femelle, et des caractères sexuels somatiques, chez le jeune, et chez l'adulte aux différentes phases du cycle génital. Les chapitres 2 et 3 sont conçus comme une simple introduction aux recherches expérimentales que j'expose ensuite.

4) Dans le quatrième chapitre, j'expose la technique et les résultats de mes expériences de castration chirurgicale simple (sans lésion accessoire d'organe important). Je suis le premier chercheur qui ait réalisé chez les Lombriciens des opérations de ce type. Elles ont porté sur *Allolobophora terrestris*, Sav. et *A. longa*, Ude, jeunes ou adultes.

J'ai effectué des *castrations totales* (prépubérales et postpubérales) comportant l'ablation des 4 testicules, des 8 vésicules séminales, des 2 ovaires et des 2 réceptacles ovariens dans leur totalité. J'ai aussi réalisé 6 types de castrations partielles, comportant l'ablation de la totalité, soit d'une seule catégorie des organes que je viens de citer (3 séries), soit de deux de ces

catégories (3 séries). Les castrations partielles étaient presque toutes postpubérales. Les castrations ont porté sur 397 sujets, dont plus du tiers a été conservé, après l'opération, pendant une durée qui a varié de 1 an à près de 3 ans. Certains opérés sont toujours vivants et en observation.

Une étude anatomique détaillée (généralement sur des coupes histologiques en série complète), m'a montré que les glandes génitales et les réceptacles ovariens ne régénèrent que très rarement, les vésicules séminales assez souvent, mais pas toujours, et d'ailleurs très incomplètement. Les castrations sont donc durables.

Chez tous les castrats *sans exception*, à condition qu'ils soient bien nourris, tous les caractères sexuels somatiques se développent et subissent une évolution cyclique, absolument comme chez les entiers, dont rien ne permet de les distinguer extérieurement.

Chez tous les castrats partiels, l'évolution des organes génitaux restants s'effectue, elle aussi, exactement comme chez les entiers.

Toutes les parties des organes génitaux et des caractères sexuels somatiques évoluent donc indépendamment les uns des autres : il n'y a entre elles aucune relation causale.

Les cycles d'évolution de ces différents organes sont cependant liés dans le temps d'une manière constante. Ils sont donc commandés, indépendamment, par un même facteur ⁽¹⁾.

5) Le cinquième chapitre est consacré à l'exposition de mes expériences de transplantation de tous les caractères sexuels somatiques. On voudra bien s'y reporter pour le détail des nombreuses combinaisons réalisées. Quelques greffes ont été effectuées chez *Lumbricus terrestris*, L. Ces expériences de greffe m'ont permis d'établir les faits suivants :

Le facteur général qui détermine l'évolution de tous les caractères sexuels somatiques — donc aussi (mais ce dernier point

(1) Accessoirement, mes expériences démontrent aussi (pour la première fois) que les « testicules » des Lombriciens sont correctement nommés, et renferment seuls un épithélium germinatif. Les « vésicules séminales » ne sont que des réservoirs où s'effectue l'évolution des gonies, détachées par groupes des testicules, jusqu'au stade spermatozoïde ; ces organes ne sauraient donc être considérés comme de « grands testicules » ainsi que le prétendent, sans raison, BUGNON et POPOFF.

n'a pas fait encore l'objet d'expériences spéciales) l'évolution des organes génitaux au moins dans ses grandes lignes — est de nature humorale.

J'ai établi en outre, pour les caractères sexuels somatiques, que ce facteur n'existe pas chez le jeune, qu'il apparaît à la puberté pour la première fois, puis que, chez l'adulte, il disparaît aux périodes de repos génital pour reparaitre à chaque période d'activité sexuelle.

Enfin, j'ai découvert et prouvé expérimentalement que le développement du clitellum n'est possible que si son ébauche a atteint un certain état de maturité, avant lequel elle n'est pas sensible au facteur clitellogène. Cette maturité, dont je ne connais encore que l'existence et non la nature, est atteinte pour la première fois à la puberté, mais subsiste ensuite sans interruption pendant toute la vie de l'adulte ⁽¹⁾.

6) Je prouve dans le sixième chapitre, par des expériences sur la nutrition, que le facteur humoral clitellogène est sinon d'ordre purement nutritif, du moins commandé lui-même par la nutrition. J'ai pu, par exemple, en modifiant la nutrition d'une manière convenable, déplacer à volonté dans le temps le cycle génital, alors que dans la nature ce cycle est toujours lié à certaines saisons. J'ai pu aussi empêcher la maturité génitale pendant plus de 13 mois, et même, ce qui est plus remarquable, provoquer la permanence du développement maximum des caractères sexuels somatiques et de l'ardeur génitale pendant plus de 17 mois, et cette durée sera probablement dépassée car les sujets sont toujours vivants et au même état. Ce dernier résultat n'a pu être obtenu que chez les castrats, ce qui n'est paradoxal qu'en apparence, comme je le montre.

Comme le facteur clitellogène n'existe pas chez le jeune, ou bien il apparaît à la puberté une certaine hormone, dont la sécrétion ou la possibilité d'action seraient ensuite conditionnés par la nutrition, — ou bien il se produit à la puberté une modification de métabolisme nutritif.

Dans la nature, la nutrition est elle-même sous la dépendance

(1) Les greffes de clitellum m'ont permis en outre de démontrer expérimentalement que le cocon des Lombriciens était sécrété par les parties dorsale et latérales du clitellum, par la « selle » saillante. Il y a là une confirmation des recherches histologiques récentes de GROVE et COWLEY.

de l'appétit, qui subit des variations cycliques liées à la diapause, et qui paraissent sous la dépendance de causes purement internes. *C'est donc en dernière analyse l'appétit qui tient sous sa dépendance, au moins chez A. terrestris et A. longa toutes les manifestations de la sexualité chez l'adulte.*

7) Enfin, dans le dernier chapitre, je dresse l'inventaire des résultats de toutes mes expériences, et je les compare aux résultats de même ordre relatifs aux autres animaux. Je montre ainsi que le cas des Lombriciens apparaît comme constituant à lui seul une catégorie importante, qui s'ajoute à celles qu'on connaissait déjà.

8) Tous les résultats que je résume dans les paragraphes 4, 5 et 6 sont entièrement nouveaux, et fondés sur des expériences.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1928. ABELOOS (M.) et AVEL (M.). — Un cas de périodicité du pouvoir régénérateur : la régénération de la queue chez les Lombriciens *Allolobophora terrestris*, Sav. et *A. caliginosa*, Sav. *C. R. Soc. Biol.*, 99, p. 737.
1893. ANDREW (E. A.). — Conjugation of the Brandling. *Amer. Nat.*, vol. 29.
- 1927, a. AVEL (M.). — Caractères sexuels secondaires et glandes génitales chez les Lombriciens. *C. R. Soc. Biol.*, 96, p. 1113.
- 1927, b. AVEL (M.). — Expériences de transplantation sur les caractères sexuels secondaires des Lombriciens. *Ibid.*, 97, p. 1069.
- 1928, a. AVEL (M.). — Nutrition et sexualité chez les Lombriciens. *C. R. Acad. Sc.*, 186, p. 1761.
- 1928, b. AVEL (M.). — La castration, chez les Lombriciens, n'empêche pas l'évolution des caractères sexuels secondaires anatomiques et physiologiques. *Ibid.*, 187, p. 67.
- 1928, c. AVEL (M.). — Sur le déterminisme humoral des caractères sexuels secondaires anatomiques externes chez les Lombriciens. *C. R. Soc. Biol.*, 99, p. 501.
- 1928, d. AVEL (M.). — Sur la physiologie de l'appareil génital mâle des Lombriciens. *Ibid.*, 99, p. 616.
- 1928, e. AVEL (M.). — Sur le rôle du clitellum dans la sécrétion du cocon chez les Lombriciens. *Bull. Soc. zool. France*, 53, p. 322.
- 1928, f. AVEL (M.). — Sur la diapause printanière et estivale de quelques Lombriciens. *Ibid.*, p. 324.
1929. AVEL (M.). — Sur la synonymie de deux espèces de Lombriciens très communes aux environs de Paris. *Ibid.*, Séance du 12 février 1929.
1893. BEDDARD. — A Monograph of the Order of Oligochaeta. *Oxford*.
1894. BENHAM (W. B.). — Notes on the clitellum of the Earthworm. *Zool. Anz.*, 17, p. 53.
1886. BERGH. — Untersuchungen ueber den Bau und die Entwicklung der Geschlechtsorgane des Regenwurms. *Zeit. Wiss. Zool.*, 44, p. 303.
1880. BLOOMFIELD. — On the development of the Spermatozoa. Part I *Lumbricus*. *Quart. Journ. Micros. Sc.*, 20, p. 79.
1910. BRESKA. — Experimentelle Untersuchungen ueber die sekundären Sexualcharaktere der Tritonen. *Arch. f. Entwickel. Mech.*, 29, p. 403.
1928. BOCK (F.). — Kastration und sekundäre Geschlechtsmerkmale bei Teleostiern. *Zeit. Wiss. Zool.*, 130, p. 453.
- 1903, a. BUGNION (E.) et POPOFF (F.). — La spermatogénèse du Lombric terrestre. *Arch. Zool. Exp.*, 4^e Sér., 3.
- 1903, b. BUGNION (E.) et POPOFF (F.). — La spermatogénèse du Lombric. *C. R. Assoc. des Anat.*, 7^e session, p. 187.
- 1903, c. BUGNION (E.) et POPOFF (F.). — La spermatogénèse du Lombric. *C. R. Séances 6^e Congrès Internat. zool.*, p. 410.

1925. CARIDROIT (F.). — Greffe autoplastique d'un crétilon sur un coq domestique adulte. *C. R. Soc. Biol.*, 92, p. 563.
1890. CERFONTAINE (P.). — Recherches sur le système cutané et sur le système musculaire du Lombric terrestre. *Arch. Biol.*, 10, p. 327.
1869. CLAPARÈDE (E.). — Histologische Untersuchungen ueber den Regenwurm. *Zeit. Wiss. zool.*, 19, p. 563.
1893. COLE (F. J.). — Notes on the clitellum of the Earthworm. *Zool. Anz.*, 16, p. 440 et p. 453.
1928. CORRENS (C.). — Bestimmung Vererbung und Verteilung des Geschlechts bei den höheren Pflanzen. *Handb. der Vererbungswissenschaft*, 2, C.
1921. COURRIER (R.). — Sur le déterminisme des caractères sexuels secondaires des Arthropodes. *C. R. Acad. Sc.*, 173, p. 668.
1902. CURTIS (W. C.). — The Life History, the normal fission and reproductive organs of *Planaria maculata*. *Proc. Boston Soc. Nat. Hist.*, 30.
1882. DARWIN (C.). — Rôle des Vers de terre dans la formation de la terre végétale. *Trad. Lévêque*. Paris.
1920. DRAGOÏU et FAURÉ-FRÉMIET. — Sur une anomalie du développement de l'ovaire chez l'*Ascaris megalcephala*. *C. R. Soc. Biol.*, 83, p. 123.
1828. DUGÈS. — Recherches sur la circulation, la respiration et la reproduction des Annelides abranches. *Ann. Sc. Nat.*, 15, p. 327.
1837. DUGÈS. — Nouvelles observations sur la zoologie et l'anatomie des Annelides abranches sétigère. *Ibid.*, Sér. 2, 8, p. 27.
1924. EMEJANOFF (N.). — Intersexualität bei *Lymantria dispar* L unter Einwirkung der Temperatur. *Biol. Zentralbl.*, 44, p. 106.
1924. FELDKAMPF (J.). — Untersuchungen ueber die Geschlechtsmerkmale und die Begattung der Regenwürmer. *Zool. Jahrb. Abt. f. Anat.*, 46, p. 609.
1898. FOOT (K.). — The cocoons and eggs of *Allolobophora fetida*. *Journ. Morph.*, 25, p. 481.
1902. FOOT (K.) et STROEBELL. — The spermatozoa of *Allolobophora fetida*. *Amer. Journ. Anat.*, 1.
1882. FRAISSE (P.). — Ueber Spermatophoren bei Regenwürmern. *Arch. Zool. Inst. Wurzburg*, 5.
1928. GEIGY (R.). — Castration de mouches par l'exposition de l'œuf aux rayons ultra-violets. *C. R. Soc. Biol.*, 98, p. 106.
1886. GIARD (A.). — De l'influence de certains parasites Rhizocéphales sur les caractères sexuels extérieurs de leurs hôtes. *C. R. Acad. Sc.*, 103.
1889. GIARD (A.). — Sur la castration parasitaire de *Typhlociba*, etc. *Ibid.*, 109.
1920. GOLDSCHMIDT (R.). — Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung. *Berlin, Borntraeger*.
- 1927, a. GOLDSCHMIDT (R.). — Die Zygotischen sexuellen Zwischenstufen und die Theorie der Geschlechtsbestimmung. *Ergebnisse der Biologie*, 2.
- 1927, b. GOLDSCHMIDT (R.). — Physiologische Theorie der Vererbung. *Berlin, Springer*.
1925. GROVE (A.-J.). — On the reproductive processes of the Earth-Worm *Lumbricus terrestris*. *Quart. Journ. Micros. Sc.*, 69, p. 245.
1927. GROVE (A.-J.). — The passage of the spermatozoa into the cocoon of the Brandling Worm (*Eisenia fetida*). *Ibid.*, 71, p. 465.
1926. GROVE (A.-J.) et COWLEY (L.-F.). — On the reproductive processes of the Brandling Worm (*Eisenia fetida*). *Ibid.*, 70, p. 539.

1927. GROVE (A.-J.) et COWLEY (L.-F.). — The relation of the glandular elements of the clitellum of the brandling Worm (*Eisenia foetida*) to the secretion of the cocoon. *Ibid.*, 71, p. 31.
1926. HAEMMERLI-BOVERI. — Ueber die Determination der II. Geschlechtsmerkmale der weiblichen Wasserassel durch das Ovar. *Zeitsch. vergl. Physiol.*, 4, p. 668.
- 1942, a. HARMS (W.). — Beeinflussung der Daumenballen des Kastraten durch Transplantation auf normale *Rana fusca*. *Zool. Anz.*, 39, p. 145.
- 1912, b. HARMS (W.). — Ueberpflanzung von Ovarien in eine fremde Art. I. Mitteilung. Versuche an Lumbriciden. *Arch. f. Entw. mech.*, 34, p. 90.
1926. HARMS (W.). — Körper und Keimzellen. *Berlin, Springer*.
1856. HERING (E.). — Zur Anatomie und Physiologie der Generationsorgane des Regenwurms. *Zeitsch. wiss. Zool.*, 8, p. 400.
1845. HOFFMEISTER (W.). — Die bis jetzt bekannten Arten aus der Familie der Regenwürmer. *Braunschweig*.
1897. JOEST (E.). — Transplantationsversuche an Lumbriciden. *Arch. f. Entw. mech.*, 5, p. 419.
1919. KLATT (B.). — Ueber die Keimdrüsentransplantation bei Schwammspinnern. *Zeitsch. f. ind. Abstamm. u. Vererb.*
1908. KOPEC (S.). — Experimentaluntersuchungen ueber die Entwicklung der Geschlechtscharaktere bei Schmetterlingen. *Bull. Acad. Sc. Cracovie*, B., p. 893.
1910. KOPEC (S.). — Ueber morphologische und histologische Folgen der Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen. *Ibid.*, p. 186.
1911. KOPEC (S.). — Untersuchungen ueber Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen. *Arch. f. Entwickl. mech.*, 33, p. 1.
1913. KOPEC (S.). — Nochmals ueber die Unabhängigkeit der Ausbildung sekundärer Geschlechtscharaktere von den gonaden bei Lepidopteren. *Zool. Anz.*, 43, p. 65.
1922. KOPEC (S.). — Physiological Self-Differentiation of the Wing-Germs grafted on Caterpillars of the opposite Sex. *Journ. exp. Zool.*, 36, p. 469.
1914. KORSCHOLT (E.). — Ueber Transplantationsversuche, Ruhezustände und Lebensdauer der Lumbriciden. *Zool. Anz.*, 43, p. 537.
1925. KORSCHOLT (E.). — Ueber Ruhezustände der Regenwürmer. *Ibid.*, 54, p. 53.
1820. LEO (J.). — De structura Lumbrici terrestris. *Diss. Inaug.*
1911. LEYPOLDT (H.). — Transplantationsversuche an Lumbriciden. *Arch. f. Entwickl. mech.*, 31, p. 21.
1907. MEISENHEIMER (J.). — Ergebnisse einiger Versuchsreihen ueber Exstirpation und Transplantation der Geschlechtsdrüsen bei Schmetterlingen. *Zool. Anz.*, 32, p. 393.
1908. MEISENHEIMER (J.). — Ueber den Zusammenhang von Geschlechtsdrüsen und sekundären Geschlechtsmerkmalen bei den Arthropoden. *Verhandl. deutsch. zool. Ges.*, p. 84.
1908. MEISENHEIMER (J.). — Ueber Flügelregeneration bei Schmetterlingen. *Zool. Anz.*, 33, p. 689.
1909. MEISENHEIMER (J.). — Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung. *Jena, Fischer*.
1910. MEISENHEIMER (J.). — Zur Ovarialtransplantation bei Schmetterlingen. *Zool. Anz.* 35, p. 446.
1921. MEISENHEIMER (J.). — Geschlecht und Geschlechter im Tierreiche. *Jena, Fischer*.

1900. MICHAELSEN (W.). — Oligochaeta. In *Das Tierreich*. Berlin.
1920. MORGAN (T.-H.). — Variations in the secondary sexual characters of the fiddler crab. *Americ. Nat.*, 54, p. 220.
1826. MORREN (C.). — Descriptio structuræ anatomicæ et expositio historiæ naturalis Lumbrici vulgaris. *Bruxelles*.
1897. OUDEMANS (J.). — Vlinders nit gecasteerde rupsen, hoc zij er nitzien en hoc zij sich gedragen. *Handel. van Zesde Nederl. Nat. Gen. Congres.*
1886. PEREZ (J.). — Des effets du parasitisme des Stylops sur les Apiaires du genre *Andrena*. *Soc. Linnéenne de Bordeaux*.
1872. PERRIER (E.). — Recherches pour servir à l'histoire des Lombriciens. *Nouv. Arch. Mus. Paris*, 8.
1873. PERRIER (E.). — Etudes sur l'organisation des Lombriciens terrestres. *Arch. Zool. Expér.*, 3.
1926. PONSE (K.). — Territoires cellulaires et caractères sexuels secondaires. *C. R. Soc. Biol.*, 93, p. 930.
1853. PONTALLIÉ (C.). — Observations sur le Lombric terrestre. *Annales Sc. Natur.* III^e série, 19, p. 18.
1906. POTTS (F.-A.). — The modification of the sexual characters of the Hermit Crab caused by the parasite *Peltogaster*. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, 50.
1909. POTTS (F.-A.). — Observations on the changes in the common Shore-Crab caused by *Sacculina*. *Proc. Camb. Phil. Soc.*, 15.
- 1915, a. PRELL (H.). — Ueber die Beziehungen zwischen primären und sekundären Sexualcharakteren bei Schmetterlingen. *Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. und Physiol.*, 35, p. 183.
- 1915, b. PRELL (H.). — *Ibid.*, p. 593.
1917. PRZIBRAM (H.). — Transitäre Scherenformen der Winkerkrabbe *Gelasimus pugnax*. *Arch. f. Entwickl. mech.*, 43, p. 47.
1919. PRZIBRAM (H.) und BRECHER (L.). — Ursachen tierischer Farbkleidung. *Arch. f. Entwickl. mech.*, 45, p. 83.
1863. RAY LANKESTER (E.). — The Anatomy of the Earthworm. Part. II. *Ann. and Mag. of Nat. Hist.* Vol. 5.
1896. RIBAUCCOURT (E. de). — Etude sur la faune lombricide de la Suisse. *Rev. Suisse Zool.*, 4.
1900. RIBAUCCOURT (E. de). — Etude sur l'anatomie comparée des Lombriciens. *Bull. biol. France et Belgique* 35, p. 224.
1893. ROSA (D.). — Revisione dei Lumbricidi. *Mem. R. Acad. Scien. Torino*. Série II, t. 43.
1826. SAVIGNY (J. C.), in CUVIER. — Analyse des travaux de l'Académie Royale des Sciences pendant l'année 1821, partie physique. *Mém. de l'Acad. Roy. des Sciences de l'Institut de France*, 5, p. 176.
1906. SMITH (G.). — Rhizocephala. *Fauna und Flora Neapel*. Monog. : 29.
- 1910-1913. SMITH (G.). — Studies in the experimental analysis of sex. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, V, 50, 57, 59.
1888. STAMATI (G.). — Sur l'opération de la castration chez l'Ecrevisse. *Bull. Soc. Zool. France*, 13, p. 188.
1886. UDE (H.). — Ueber die Rückenporen der terricolen Oligochäten, nebst Beiträgen zur Histologie des Leibesschlauches und zur Systematik der Lumbriciden. *Zeit. wiss. Zool.*, 43, p. 87.
1836. UDEKEM (J. d'). — Développement du Lombric terrestre. *Mém. Acad. de Belgique*, 27.
1862. UDEKEM (J. d'). — Mémoire sur les Lombrics. *Ibid.*

1922. VANDEL (A.). — Recherches expérimentales sur les modes de reproduction des Planaires triclades paludicoles. *Bull. Biol. France et Belgique*, 55, p. 343.
1924. VANDEL (A.). — Le déterminisme du développement des oostégites et des caractères sexuels secondaires temporaires des Crustacés. *C. R. Acad. Sc.*, 178, p. 974.
1885. VEJDovsky (F.). — System und Morphologie der Oligochäten. *Prag*.
- 1888-1892. a. VEJDovsky (F.). — Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. *Prag*.
1892. b. VEJDovsky (F.). — Ueber die Encystierung von *Æolosoma* und der Regenwürmer. *Zool. Anz.*, 15, p. 171.
1672. WILLIS. — De anima brutorum, p. 24.
1926. ZAWADOWSKY (M.). — Zur Mechanik der Entwicklung der Geschlechtsmerkmale. *Trans. of the Lab. of Exp. Biol. Moscow*, 2, p. 63.
-

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Géologie. — Les volcans de la chaîne des Puys, en Auvergne.

Botanique. — Biochimie du jaunissement des feuilles.

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 16 janvier 1929.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,
CH. MAURAIN.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER .

Le Recteur de l'Académie de Paris.
S. CHARLÉTY.

EXPLICATION DES PLANCHES

Liste des abréviations employées dans les planches IV à VII.

<i>C.</i> = cœur.	<i>p.</i> ♂ = pavillon génital mâle.
<i>ch. n.</i> = chaîne nerveuse.	<i>p.</i> ♀ = pavillon génital femelle.
<i>Cl.</i> = clitellum.	<i>p. v.</i> = papilles clitellaires ventrales.
<i>Explic. p.</i> = explication page ...	<i>st.</i> = spermathèques.
<i>Gr.</i> = greffon.	<i>t.</i> = testicule.
<i>n. g.</i> = nervure génitale.	<i>t. p.</i> = tubercules de la puberté.
<i>o. g.</i> ♂ = orifice génital mâle.	<i>v. s.</i> = vésicules séminales.
<i>o. g.</i> ♀ = orifice génital femelle.	<i>Les chiffres romains</i> indiquent les
<i>ov.</i> = ovaire.	numéros des segments.

PLANCHE IV

- Fig. 1. — *Allolobophora terrestris* immature, vu dorsalement.
 Fig. 2. — *Le même animal*, vu ventralement. *Explic.* p. 184.
 Fig. 3. — *All. terrestris*. Extrême début de puberté, vu dorsalement. *Explic.* p. 190.
 Fig. 4. — *Le même animal*, vu ventralement. *Explic.* p. 190.
 Fig. 5. — *All. longa*. Extrême début de puberté, vu dorsalement. *Explic.* p. 190.
 Fig. 6. — *Le même animal*, vu ventralement. *Explic.* p. 190.
 Fig. 7. — Opéré $GL \text{ ♂ } 18$ (Porte-greffe), vu dorsalement. *Explic.* p. 272.
 Fig. 8. — Opéré $GL \text{ ♂ } 6$ (Donneur), vu ventralement. *Explic.* p. 272.
 Fig. 9. — Opéré $Gf \frac{A}{I} 9$ (Porte-greffe), vu dorsalement. *Explic.* p. 262.
 Fig. 10. — Opéré $Gf \frac{A}{I} 9$ (Porte-greffe), vu de côté. *Explic.* p. 262.
 Fig. 11. — Opéré $Gf \frac{A}{I} 9$ (Donneur), vu dorsalement. *Explic.* p. 262.
 Fig. 12. — Opéré $Gf \frac{A}{I} 9$ (Donneur), vu de côté. *Explic.* p. 262.
 Fig. 13. — Opéré $GL \text{ ♂ } 19$ (Porte-greffe), *A. terrestris* au début de l'activité génitale, vu ventralement. *Explic.* p. 273.
 Fig. 14. — Opéré $GL \text{ ♂ } 19$, vu dorsalement. *Explic.* p. 273.
 Fig. 15. — Opéré $GL \text{ ♂ } 1$ (Porte-greffe), vu de côté. *Explic.* p. 272.
 Fig. 16. — Opéré $GL \text{ ♂ } 0$ (Donneur), vu ventralement. *Explic.* p. 272.
 Fig. 17. — Opéré $Gf \frac{I}{A} 8$ (Porte-greffe), vu de côté. *Explic.* p. 260.
 Fig. 18. — Opéré $Gf \frac{I}{A} 8$ (Porte-greffe), vu dorsalement. *Explic.* p. 260.
 Fig. 19. — Opéré $Gf \frac{A}{I} 11$ (Donneur), vu dorsalement. *Explic.* p. 262.
 Fig. 20. — Opéré $Gf \frac{A}{I} 11$ (Porte-greffe), vu dorsalement. *Explic.* p. 262.
 Fig. 21. — Opéré $Gf \frac{I}{A} 14$ (Porte-greffe), vu de côté. *Explic.* p. 260.
 Fig. 22. — Opéré $Gf \frac{I}{A} 14$ (Porte-greffe), vu dorsalement. *Explic.* p. 260.
-

PLANCHE V

PLANCHE V

Fig. 23, 24, 25 et 26. — Opéré $Gf \frac{I}{A} 6$, vu respectivement du côté droit, du côté gauche, ventralement et dorsalement. *Explic. p. 259.*

Fig. 27. — Opéré $Gcv \frac{R}{A} 9$ (Porte-grefte), vu dorsalement. *Explic. p. 270.*

Fig. 28 et 29. — Opéré « Lombrics en tandem », n° 1, vu respectivement du côté dorsal et du côté ventral. *Explic. p. 274.*

Fig. 30. — Opéré $Gf L \frac{I}{A} 28$ (Donneur), vu dorsalement. *Explic. p. 264.*

Fig. 31. — Opéré $Gf L \frac{I}{A} 28$ (Porte-grefte), vu dorsalement. *Explic. p. 264.*

Fig. 32 et 33. — Opéré $Gf \frac{R}{A} 7$, vu dorsalement et de côté. *Explic. p. 257.*

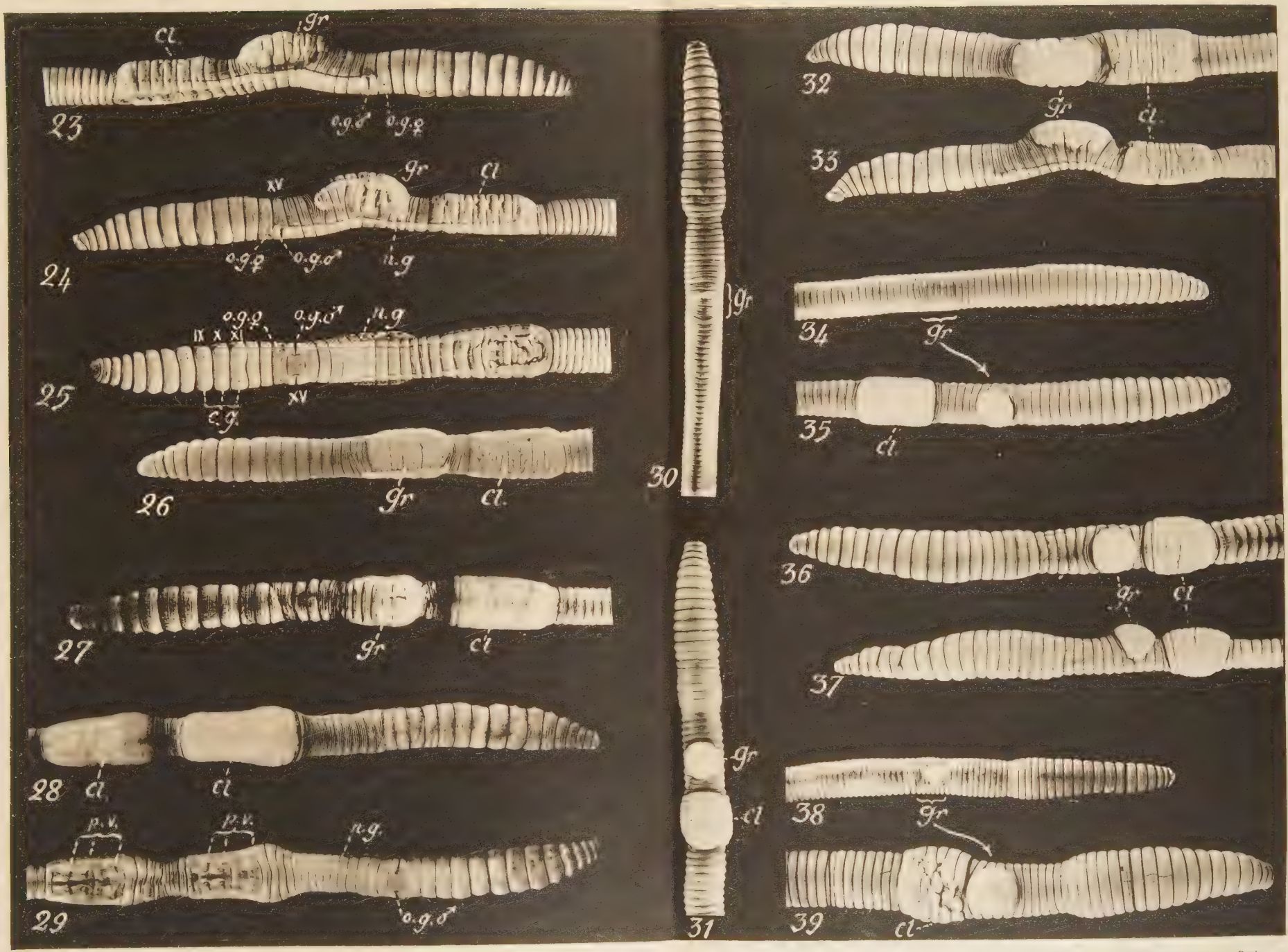
Fig. 34. — Opéré $Gf L \frac{I}{A} 21$ (Donneur), vu dorsalement. *Explic. p. 264.*

Fig. 35. — Opéré $Gf L \frac{I}{A} 21$ (Porte-grefte), vu dorsalement. *Explic. p. 264.*

Fig. 36 et 37. — Opéré $Gf L \frac{I}{A} 16$ (Porte-grefte), vu dorsalement et de côté. *Explic. p. 264.*

Fig. 38. — Opéré $Gf L \frac{I}{A} 34$ (Donneur), vu dorsalement. *Explic. p. 264.*

Fig. 39. — Opéré $Gf L \frac{I}{A} 34$ (Porte-grefte), vu dorsalement. *Explic. p. 264.*



Clichés Avel et Gatellier.

Imp. Catala frères - Paris.

Caractères sexuels somatiques des Lombriciens.

PLANCHE VI

PLANCHE VI

Fig. 40 et 41. — Opéré $Gf \frac{A}{I} 7$ (Porte-greffe), vu dorsalement et de côté.
(L'accolade qui indique l'étendue du greffon est un peu trop courte).
Explic. p. 262.

Fig. 42. — Cocons doubles, secrétés par l'opéré $Gf \frac{A}{I} 7$. *Explic. p. 262.*

Fig. 43 et 44. — Opéré $Gf \frac{I}{A} 7$ (Porte-greffe), vu dorsalement et de côté.
Explic. p. 260.

Fig. 45. — Cocons doubles, secrétés par l'opéré $Gf \frac{I}{A} 7$. *Explic. p. 260.*

Fig. 46. — Cocons doubles, secrétés par l'opéré $Gf \frac{R}{A} 8$. *Explic. p. 258.*

Fig. 47. — Cocons doubles, secrétés par l'opéré $Gf \frac{I}{A} 8$. *Explic. p. 260.*

Fig. 48 et 49. — Opéré $Gf \frac{I}{A} 10$ (Porte-greffe), vu dorsalement et de côté.
Explic. p. 260.

Fig. 50. — Cocons doubles, secrétés par l'opéré $Gf \frac{R}{A} 1$. *Explic. p. 256.*

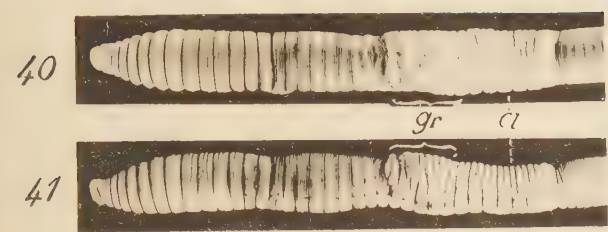
Fig. 51. — Cocons normaux d'*Allolobophora longa*, Ude. secrétés par le donneur de $Gf \frac{I}{A} 7$. *Explic. p. 260.*

Fig. 52. — Cocons fabriqués par les castrats C 76 et C 26. Type normal des cocons d'*Allolobophora terrestris*, Sav. *Explic. p. 231.*

Fig. 53 et 54. — Castrat total C 74, conservé dans l'alcool. Vu dorsalement et ventralement. *Explic. p. 225.*

Fig. 55 et 56. — Castrat total C 75, conservé dans l'alcool, vu dorsalement et ventralement. *Explic. p. 225.*

a. s. = anomalie segmentaire.

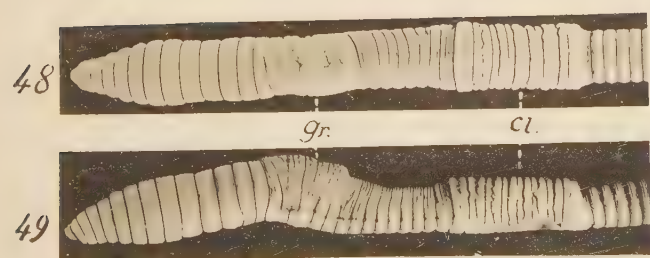
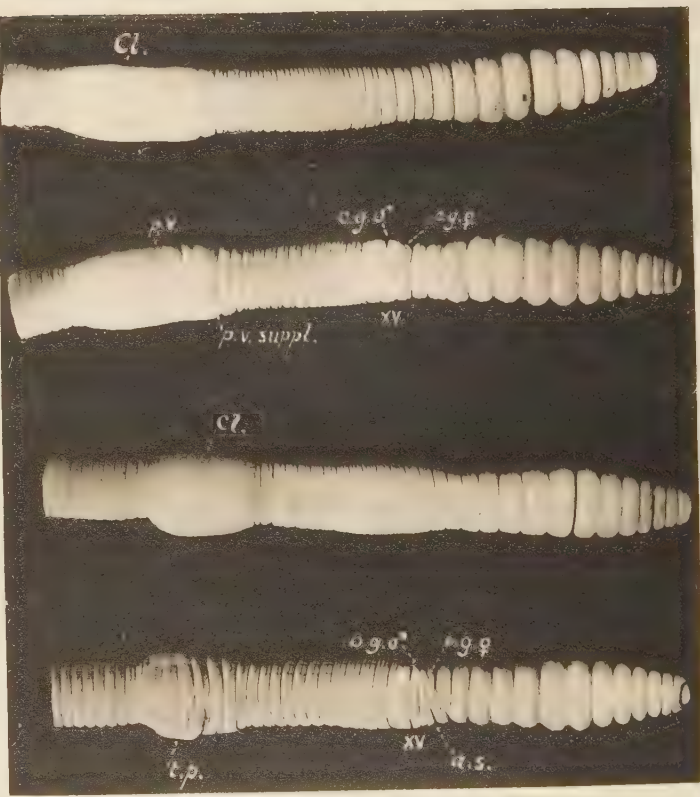


53

54

55

56



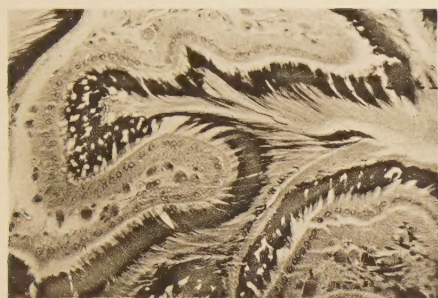
Clichés Avel et Gatellier.

Imp. Catala frères - Paris.

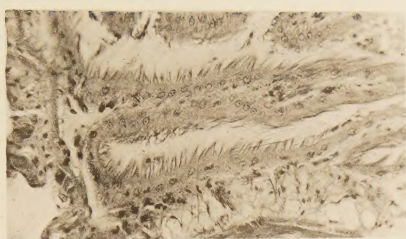
PLANCHE VII

PLANCHE VII

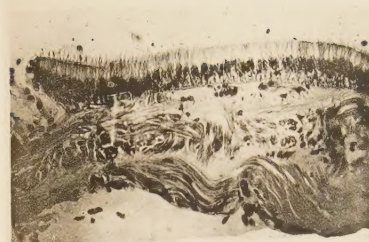
- Fig. 57. — Pavillon génital mâle, à la pleine activité génitale. Grandes cellules, richement ciliées, couvertes de spermatozoïdes (*spz.*).
- Fig. 58. — Pavillon génital mâle, au moment du plein développement des caractères sexuels somatiques, chez le castrat C 20. Grandes cellules, richement ciliées. Pas trace de spermatozoïde.
- Fig. 59. — Pavillon génital femelle à la pleine activité génitale. Grandes cellules, richement ciliées.
- Fig. 60. — Pavillon génital femelle au repos génital. Petites cellules.
- Fig. 61. — Pavillon génital mâle au repos génital. Petites cellules, à noyaux serrés les uns contre les autres.
- Fig. 62. — Pavillon génital mâle chez un individu sous-alimenté pendant un an. Cellules très petites, à cytoplasme extrêmement réduit.
- Nota.* — Les figures 57 à 62 sont des photographies prises avec le même dispositif, *au même grossissement.*
- Fig. 63. — Coupe frontale dans les segments génitaux d'un *Allolobophora longa* normal. Les chiffres romains indiquent les numéros des segments.
- Fig. 64. — Coupe frontale dans les segments génitaux de *M 90*, passant un peu au-dessus de la chaîne nerveuse. *Explic. p. 238.*
- Fig. 65. — Coupe frontale dans les segments génitaux de *M 90*, plus dorsale que la précédente. *Explic. p. 238.*
- Fig. 66. — Coupe frontale dans les segments génitaux de *O 27*, passant par le même niveau que celle de la fig. 64. *Explic. p. 242.*
- Fig. 67. — Coupe frontale dans les segments génitaux de *O 27*, plus dorsale que la précédente, et passant au même niveau que celle de la fig. 65. *Explic. p. 242.*
- Fig. 68. — Coupe frontale dans les segments génitaux de *C 17*, passant par le même niveau que celle des fig. 64 et 66. *Explic. p. 223.*
- Fig. 69. — Coupe frontale dans les segments génitaux de *C 17*, plus dorsale que la précédente, et passant au même niveau que celles des fig. 65 et 67. *Explic. p. 223.*
- Fig. 70. — Coupe frontale dans les segments génitaux de *C 17*, encore plus dorsale que la précédente. *Explic. p. 223.*
-



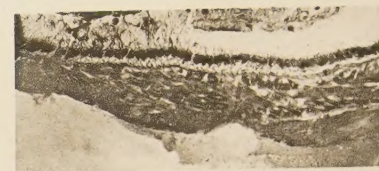
57



58



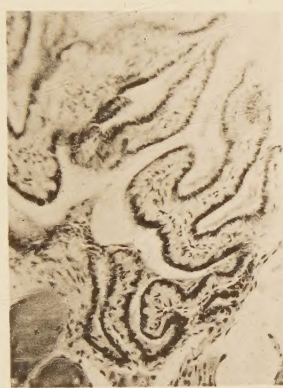
59



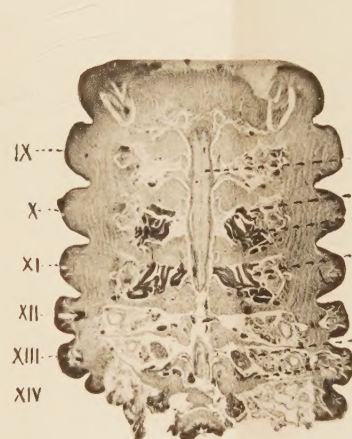
60



61



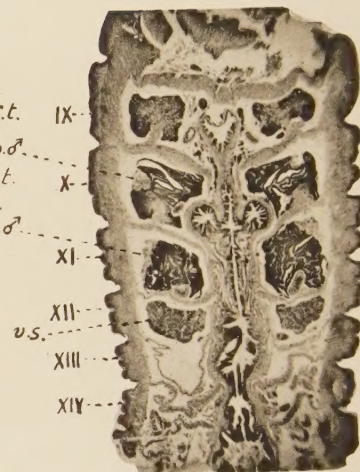
62



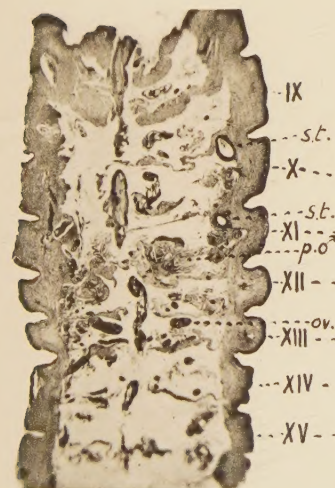
63



64



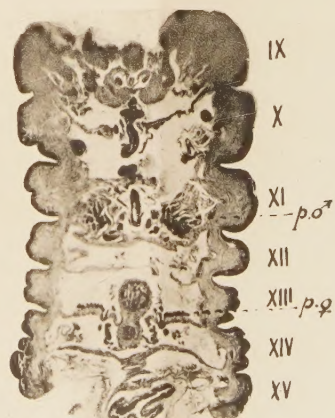
65



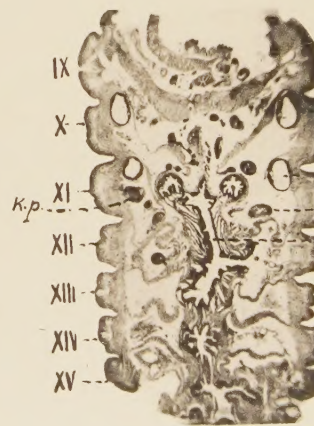
66



67



68



69



70

Clichés Avel.

Imp. Catala frères - Paris.

